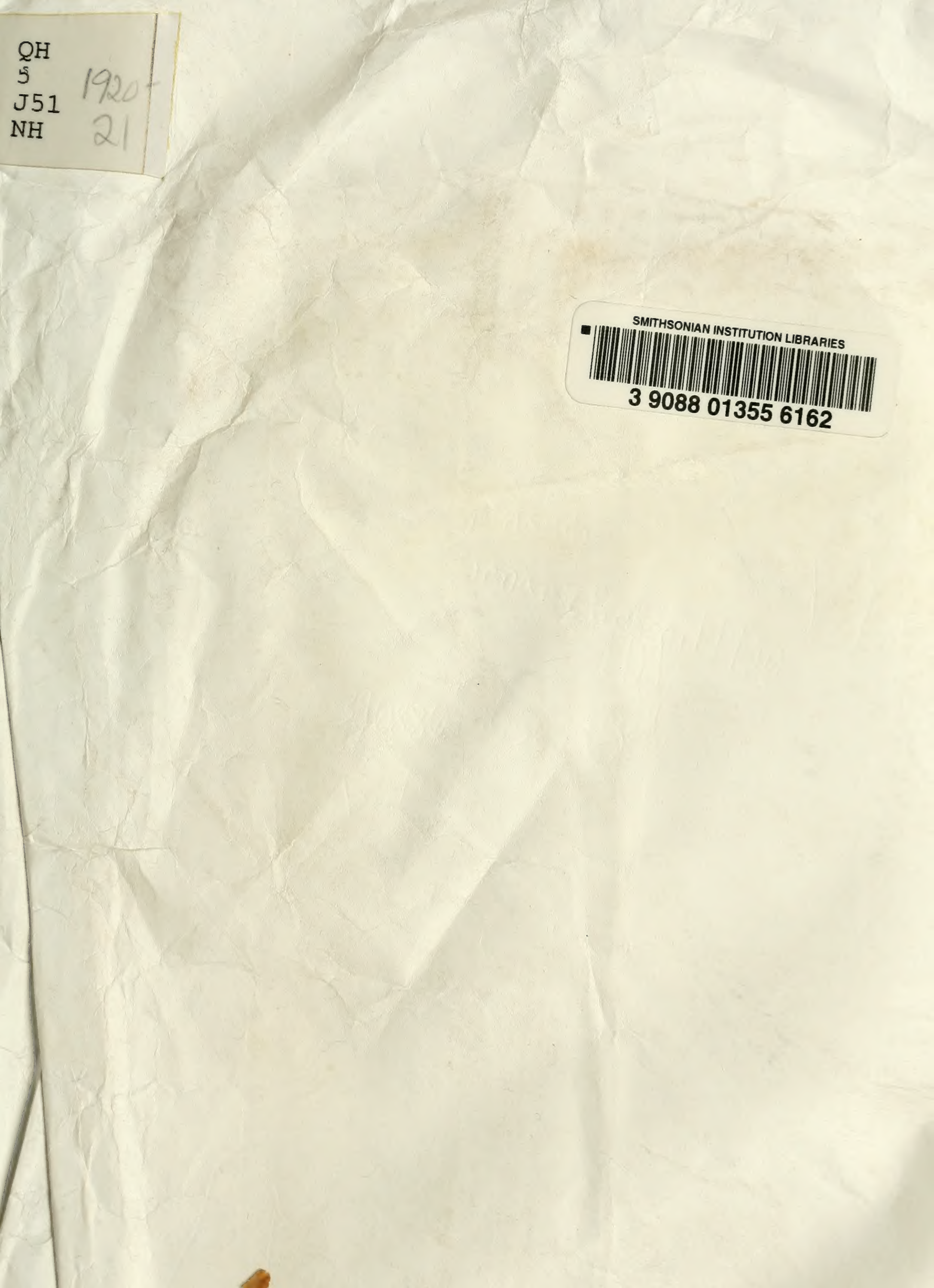




JENAISCHE ZEITSCHRIFT FÜR NATURWISSENSCHAFT

HERAUSGEGEBEN VON DER

MEDIZINISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN GESELLSCHAFT ZU JENA

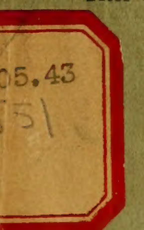
SIEBENUNDFÜNFZIGSTER BAND

NEUE FOLGE, FÜNFZIGSTER BAND

DRITTES HEFT

MIT 85 ABBILDUNGEN IM TEXT UND ~~10~~ TAFELN

Inhalt:





JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1921

Zusendungen an die Redaktion erbittet man durch die Verlagsbuchhandlung.
Ausgegeben am 6. September 1921.

Studien zur Kenntnis des Schädels von Cyclopterus lumpus L.

I. Teil: Morphogenese des Schädels.

Von

Dr. **Eduard Uhlmann**, Jena.

Mit 17 Figuren im Text und Tafel 16–17.

Vorwort.

Diese Arbeit soll als erster Teil meiner „Studien zur Kenntnis des Schädels von Cyclopterus lumpus L." erscheinen und zugleich den beiden folgenden Teilen über Art und Ort der Knochenentstehung" und über die „Histogenese der Knochen" zur orientierenden Einleitung dienen.

Daß die Bearbeitung der Schädelmorphogenese eines Fisches berechtigt ist, ergibt sich aus der Tatsache, daß unsere Kenntnis über die Entwicklung des Teleostierkraniums eigentlich nur auf die von Salmo und Gasterosteus beschränkt ist. Bei den Ganoiden sind wir auf einige, vornehmlich durch Veit (59, 60[1]) bekanntgewordene Stadien von Lepidosteus angewiesen. Bei Salmo ist die Frage der Wirbelassimilation von Willcox (65), die erste Anlage des Knorpelkraniums von Stöhr (54) bearbeitet. Bei der Weiterentwicklung zum erwachsenen Salmo sind wir auf Parkers (30) lückenhafte und nicht gerade sehr durchsichtige Angaben angewiesen. Bei Gasterosteus, dessen Schädelentwicklung unter Fortlassung der Wirbelassimilation klar bis zum erwachsenen Tier von Swinnerton (58) bearbeitet ist, liegen zeitige Reduktionen von Knorpelanlagen und zum Teil eine ganz andere Art der Knorpelanlage wie bei Cyclopterus vor.

1) Die eingeklammerten Zahlen sind Verweise auf die im Literaturverzeichnis aufgezählten Arbeiten.

Auf die Frage der Wirbelverschmelzung konnte auch ich aus Mangel an genügend jungem Material nicht eingehen. Die Knorpelkranien der ersten Stadien wurden graphisch rekonstruiert. Ich bin mir wohl bewußt, daß durch Plattenmodelle eine größere Genauigkeit erreicht wird. Da es sich aber nicht darum handelte, einige Stadien detailliert zu beschreiben, sondern die Entwicklung des Schädels in großen Zügen bis zum erwachsenen Tier durchzuführen, mußte auf dieses umständliche Verfahren verzichtet werden. Etwas spezieller wurde auf die Entwicklung der Ethmoidalregion und auf die dorsalen und lateralen Knorpelreste eingegangen, da dieselben noch nicht genügend berücksichtigt und doch für die Feststellung der Verwandtschaftsbeziehungen scheinbar nicht unwichtig sind. Das Visceralskelett wurde nur kurz behandelt, da seine Entwicklung von der bei Salmo von Parker (30) und Zachinelli (67) und bei Gasterosteus von Swinnerton (58) geschilderten nicht sonderlich abweicht. Der Branchialapparat wurde ganz fortgelassen, da er bereits von Schmidt (46) bei Cyclopterus beschrieben ist. Es soll also vornehmlich die Entwicklung des Neurokraniums gegeben werden.

Am Schluß der Arbeit soll bereits in diesem Teile kurz auf den Bau der Knochen eingegangen werden. Soweit mir nur irgend erreichbar war, wurden auch andere Teleostier zum Vergleiche herangezogen.

Ich möchte es nicht unterlassen, auch an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Plate, zu danken für die vielen Anregungen, die ich durch ihn in meinen zoologischen Studien erhielt, und für das Interesse, das er jederzeit meiner Arbeit entgegengebracht hat. Ferner bin ich Herrn Privatdozenten Dr. Hase zu Dank verpflichtet für die gütige Überlassung seines wertvollen Materials und für die ständige Fürsorge, mir jeden Weg zu erleichtern, der mich näher an mein Ziel bringen könnte.

Jena, im Mai 1914. **E. Uhlmann.**

Material und Methoden.

Zur Verfügung stand mir eine sehr gute ontogenetische Reihe vom 14 Tage alten Embryo im Ei bis zum erwachsenen Tier. Die Embryonal- und Jungfischstadien (3—56 mm) wurden in Schnittserien von 5 und 10 μ transversal, sagittal, seltener horizontal zerlegt. Es wurden 53 Schnittserien der verschiedensten

Stadien angefertigt. Ferner leisteten mir einige Schnittserien des Herrn Dr. B. SCHMIDT wertvolle Ergänzungen meines Materials. Leider waren dieselben stets nur durch die vordere Schädelpartie geführt.

Als Entkalkungsflüssigkeit bewährte sich am meisten 5- bis 10%ige wässerige Salpetersäure mit Kaliumalaunnachbehandlung, doch wurde auch mit ORTHschem Gemisch, schwefliger Säure und Essigsäure gelegentlich entkalkt.

Als Kontrastfärbung zwischen Knorpel und Knochen empfehle ich neben dem bekannten Hämalaun (Hämatoxylin)-van Gieson, Hämalaun-Eosin, Hämalaun-Orange G + Fuchsin S (Disse 07 u. 09) besonders Bismarckbraun - Ammoniumrubinpikrat - Lichtgrün und Karmin-Indigokarmin-Pikrinsäure. Knorpel und Vorknorpel läßt sich sehr gut durch Bismarckbraun-Hämalaun unterscheiden. Zum Kalknachweise leisteten mir die von STOELTZER im Virchow-Archiv 1905 empfohlenen Metallreaktionen gute Dienste. Ich verwandte vornehmlich: Silbernitrat-Pyrogallol, Bleiazetat (oder Kobaltnitrat, oder Kupfersulphat) - Schwefelammonium, Eisenchlorid - Ferrocyankalium.

Die Schädel der Jungfische wurden von 13 mm an nach entsprechender Totalfärbung mit Alizarin (Knochen), Toluidinblau, Methylenblau, Methylgrün (Knorpel) unter dem Binokular abpräpariert. Gute Resultate gab die Färbung mit Alizarin - Toluidinblau und Aufhellung mit Benzol-Schwefelkohlenstoff. So übersichtlich diese Lupenpräparate auch sind, sind sie doch nie so sicher, daß man — besonders bei feineren Knorpel- und Knochenlagen — auf eine Kontrolle durch Schnittserien verzichten könnte.

Die Schädel der erwachsenen Tiere, deren größtes 520 mm maß, wurden teils in kaltem Wasser durch Bakterien (3—4 Monate), teils mit (am besten 10%iger) Kalilauge mazeriert. Obwohl ich durch die Erfahrungen, welche HASE bei der Mazeration der Hautverknöcherungen dieses Fisches gemacht hatte, auf Schwierigkeiten vorbereitet war, übertrafen doch die ersten Erfolge oder besser Mißerfolge weit meine Erwartungen. Das zentimeterdicke Korium hält der Mazeration länger stand als alle anderen Gewebe des Schädels mit Inbegriff der Knochen und des Knorpels. Dadurch mußte ich ständig mit dem Umstand rechnen, daß feine Knochenlamellen, welche direkt am Korium sitzen, bei der Entfernung desselben mit abgerissen wurden. Durch Färbung des Schädels mit Alizarin vor der Mazeration wurde die Gefahr Knochenlamellen zu übersehen vermindert. Daß die feinen, oft tütenartig

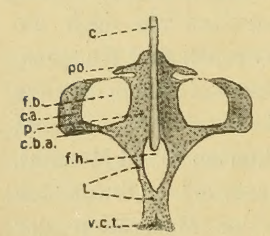
ineinander geschobenen Knochenlamellen sich voneinander ablösten, konnte nie ganz vermieden werden. Um über die Lage dieser Lamellen möglichst ins Klare zu kommen, mußte ich zu besonderen Mitteln greifen. Erstens zerlegte ich die eine Schädelhälfte eines erwachsenen Tieres in aufeinander folgende Blöcke, die mir je einige Probeschnitte lieferten. Dadurch erhielt ich eine Serie mit regelmäßigen Lücken durch den Schädel. Zweitens durchleuchtete ich den Kopf eines 300 mm großen Cyclopterus mit Benzol-Schwefelkohlenstoff nach vorheriger Färbung mit Alizarin. Wenn mir dieses Präparat auch gute Dienste geleistet hat, so möchte ich dies langwierige und bei so großen Objekten recht kostspielige Verfahren nur für den Notfall empfehlen, zumal sich diese Präparate nicht halten.

Einzelbefunde.

I.

Stadium A. Embryo 3—4 mm lang, 15 Tage nach der Befruchtung. Dotterreiches Ei, $1^1/_2$—2 mm im Durchmesser.

Der Boden des chordalen Neurokraniums wird durch die zu beiden Seiten der Chorda liegenden *parachordalia* (Textfig. 1, *p.*) gebildet. Eine Trennung derselben in vordere und hintere *parachordalia* ist nicht mehr zu konstatieren. Hinter den Parachordalplatten erheben sich die Occipitalpfeiler oder *pila occipitalia* (Textfig. 1, *p.o.*). Der periotische Knorpel, die spätere *capsula*



Textfig. 1. Cycl. A. 3—4 mm, im Ei. 15 Tage nach der Befruchtung. Knorpelkranium. Graphische Rekonstruktion nach Transversalschnittserie. Vergr. 54[1]). *c.* Chorda. *ca.* periotischer Knorpel (*capsula auditoria*). *c.b.a. commissura basicapsularis anterior. f.b. fenestra basicapsularis. f.h. fenestra hypophyseos* (*basicranialis*). *p. parachordalia. p.o. pila occipitalia* (Occipitalpfeiler). *t. trabeculae. v.c.t.* vorknorpliges Trabekelhorn.

auditoria (Textfig. 1, *c.a.*), ist mit der Parachordalplatte vorn durch die *commissura basicapsularis anterior* (Textfig. 1, *c.b.a.*) knorpelig verbunden. Die *commissura basicapsularis posterior* legt sich dagegen erst vorknorpelig an. Periotischer Knorpel und Parachordalplatten umschließen gemeinsam ein großes Loch, die *fenestra basicapsularis* (Textfig. 1, *f.b.*). Vor den durch die Chorda getrennten *parachordalia* liegen die *trabeculae* (Textfig. 1, *t.*). Dieselben sind bereits knorpelig mit den Parachordalplatten verbunden und bilden

1) Die angegebene Vergrößerung ist die der Originalzeichnung. Die Textfiguren sind sämtlich auf $^2/_3$ verkleinert.

Gruppierung des Materials nach charakteristischen Etappen im Fortschritt der Schädelentwicklung

Gruppe	Stadium	Kurze Charakteristik des Entwicklungsfortschrittes
I.	Cycl. 3—4 mm (A), im dotterreichen Ei, 15 Tage nach der Befruchtung	Trabekel, Parachordalplatten und periotischer Knorpel sind knorpelig vorhanden, letzterer aber nur durch eine schmale vordere Kommissur mit den parachordalia verbunden. Die Chorda ragt frei in das durch parachordalia und trabeculae gebildete Hypophysenloch.
II.	Cycl. 4—5 mm, kurz vor und nach dem Ausschlüpfen, 24 (B) und 26 (C) Tage alt	Parachordalia und capsula auditoria sind der ganzen Länge nach knorpelig verbunden. Die Chorda ragt nicht mehr in das Hypophysenloch. Parethmoidalhörner und Epiphysalknorpel erscheinen paarig.
III.	Cycl. 5—7 mm	Die paarigen Parethmoidal- und Epiphysalknorpelanlagen verschmelzen dorsal leistenartig und sind seitlich durch taeniae antorbitales verbunden. Tectum synoticum schließt sich. Das Gehirn geht noch zwischen den Parethmoidalhörnern hindurch bis zum (aus den vereinigten Trabekeln gebildeten) Präethmoidalhorn. Die Mehrzahl der Knochen erscheint.
IV.	Cycl. 11—15 mm	Durch Ausbildung eines massiven Ethmoidalknorpels wird das Cavum hinter die Gegend der Parethmoidalhörner verlagert. Der Epiphysalknorpel ist mit den periotischen Knorpeln durch die taeniae postorbitales verbunden. Taenia media anterior und posterior bilden sich aus. Stadium beginnender intensiver Ausbildung sekundärer Knochenlamellen und der ersten Kalkablagerung.
V.	Cycl. 26—56 mm	Ethmoidal- und Epiphysalknorpel verschmelzen zu einer großen Knorpelmasse. Die taenia media posterior bildet sich zu einem breiten Knorpeldach aus, das mit seiner Spitze bis zum tectum synoticum reicht. In der Knochenentwicklung macht sich bereits der Beginn der Kammerbildung und eine Zunahme des Fasergewebes bemerkbar.
VI.	Cycl. 120—520 mm	Das Knorpelkranium erreicht beim erwachsenen Tier sein Optimum. Typisch ist eine komplizierte Kammerbildung durch die Knochenlamellen und die starke Ausdehnung eines Faserstützgewebes zwischen diesen Lamellen bei den größeren Stadien.

mit diesen die *fenestra hypophyseos* (Textfig. 1, *f.h.*). Nach vorn vereinigen sie sich zu den *trabeculae communes* und lassen schon rostral die vorknorpelige Anlage der Trabekelhörner (Textfig. 1, *v.c.t.*) erkennen. Das Gehirn ist von einer dünnen, kaum von dem umgebenden embryonalen Gewebe unterscheidbaren Hülle, der primären Cerebralmembran, umschlossen. Das Neurokranium dieses 3—4 mm langen Cyclopterus zeigt also etwa denselben Entwicklungsgrad wie den einer Forelle von 12 mm und eines Stichlings von etwa 5 mm Länge. Nur im späteren Auftreten der *commissura basicapsularis posterior* bei Gasterosteus und Cyclopterus ist ein Unterschied Salmo gegenüber zu konstatieren. Die Chorda ragt (Textfig. 1, *c.*) bei allen drei verglichenen Stadien ein Stück frei in das Hypophysenloch hinein. Verknöcherungen kommen bei Cyclopterus in diesem Alter am Neurokranium noch nicht vor.

Am Visceralkranium ist der Vorkieferbogen noch nicht knorpelig ausgebildet. In einem vorknorpelartigen, dichtzelligen Gewebekomplex legen sich hier eben die Vertikaläste der *intermaxillaria* und die *maxillaria* an. Der Kieferbogen ist durch den noch kurzen und gedrungenen Palatoquadratknorpel und den länglichen, schmalen Meckelschen Knorpel vertreten. Am vorderen Ende des *cartilago Meckeli* ist das *dentale* bereits vorhanden. Am Hyalbogen ist der Basihyalknorpel, der sogenannte Keratohyalknorpel und der Stylohyalknorpel, ferner als Verbindung zum periotischen Knorpel der Hyomandibularknorpel vorhanden. Verknöcherungen sind an dem Hyalbogen, sowie an den bereits vorhandenen Branchialbogen und ihren *copulae* noch nicht zu bemerken.

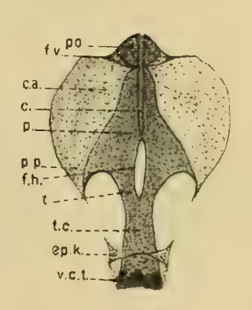
Beachtenswert ist das zeitige Erscheinen der *clavicula* in diesem Stadium. Da sie die Hauptverbindung zwischen Schädel und der bald sich entwickelnden und gleich nach dem Ausschlüpfen des Embryos aus dem Ei in Funktion tretende Haftscheibe — die jungen Tiere saugen sich damit am Männchen fest — repräsentiert, ist ihr zeitiges Vorhandensein wohl begründet.

II.

Stadium B und C. Cyclopterus 4—5 mm lang, 24 und 26 Tage nach der Befruchtung, kurz vor und nach dem Ausschlüpfen aus dem Ei.

Am Boden des Kraniums ist keine prinzipielle Änderung eingetreten, Trabekel und Parachordalplatten umgeben noch ge-

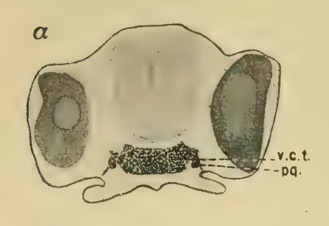
meinsam das Hypophysenloch, in welches aber die Chorda infolge des starken Wachstums der *parachordalia* nach vorn nun nicht mehr hineinragt (Textfig. 2). Vor der Chorda verschmelzen die Parachordalplatten ineinander. Zu einer Verwachsung der *parachordalia* über oder unter der Chorda kommt es nicht. Die periotischen Knorpel stehen nunmehr ihrer ganzen Länge nach mit den Parachordalplatten in — teilweise allerdings noch recht dünner — Verbindung. Nach oben wölben sie sich um und bilden die Gehörkapseln und die Anlagen des occipitalen Schädeldaches (Textfig. 2, *c.a.*). Nach vorn laufen sie in kurze massive Spitzen aus, die *processi postorbitales* (Textfig. 2, *p.p.*). Die Hinterwandung des Kraniums wird am Occipitalloch von den Occipitalpfeilern (Textfig. 2, *p.o.*) gebildet. Bei der Verschmelzung dieser *pila occipitalia* mit den *capsulae auditoriae* bleibt ein größeres Loch für den Vagusaustritt bestehen (Textfig. 2, *f.v.*). Nach hinten laufen

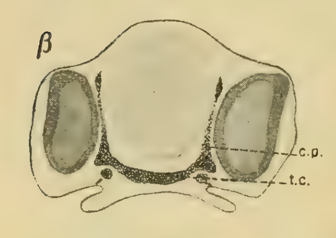


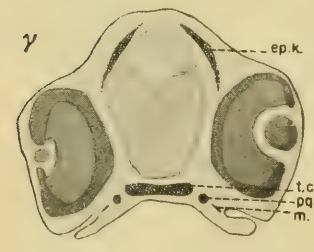
Textfig. 2. Cycl. C. 4—5 mm, eben ausgeschlüpft. 26 Tage nach der Befruchtung. Knorpelkranium, dorsal. Graphische Rekonstruktion nach Transversalschnittserie. Vergr. 54. *c.* Chorda. *c.a. capsula auditoria.* *ep.k.* Epiphysalknorpel. *f.h. fenestra hypophyseos.* *f.v. fissura vagi.* *p. parachordalia.* *p.o. pila occipitalia.* *p.p. processus postorbitalis.* *t. trabeculae.* *t.c. trabeculae communes.* *v.c.t.* vorknorpeliges Trabekelhorn.

die Occipitalbogen als basale Platten unter zwei Occipitalnervenpaaren fort (Textfig. 2, *p.o.*). An den *trabeculae communes* (Textfig. 2, *t.c.*) hat sich außer dem noch immer vorknorpeligen *cornu trabecularum* (Textfig. 2 u. 3, *v.c.t.*) eine weitere für die Ausbildung des Ethmoidalknorpels wichtige Anlage gebildet. Dieselbe besteht aus zwei von den vereinigten Trabekeln hinter dem Trabekelhorn seitlich nach oben steigenden Leisten, den *cornua parethmoidalia* (Textfig. 3 β, *c.p.*). Sie sind oben und unten bereits knorpelig, in der Mitte dagegen erst vorknorpelig ausgebildet. Hinter diesen Parethmoidalhörnern ist etwa in Augenmitte eine scheinbar ganz selbständige, paarige Knorpelanlage entstanden, die voneinander vollkommen getrennt auftretenden Epiphysalknorpel (Textfig. 2 und Textfig. 3 γ, *ep.k.*). Sie liegen ziemlich dorsal, ziehen jedoch zugleich lateral nach unten und entsprechen in Lage (zwischen Augenblasen und Gehirn) und Form (trapezoid) etwa den bei Selachiern von Sewertzoff (50) beschriebenen Alisphenoid-

platten. Nach vorn und hinten laufen die Epiphysalknorpel in kurze Spitzen aus. Die vorderen stehen in vorknorpeliger Verbindung mit den mittleren Teilen der Parethmoidalhörner. Als erste Verknöcherung des Neurokraniums tritt in diesem Stadium am Hypophysenloch das *parasphenoid* auf.







Textfig. 3. Cycl. C. 4—5 mm. Drei aufeinander folgende Transversalschnitte durch die Augenregion. Vergr. 54. α: *v.c.t.* vorknorpeliges Trabekelhorn (bildet das Präethmoidalhorn). β: *c.p. cornua parethmoidalia* (Parethmoidalleisten). γ: *ep.k.* Epiphysalknorpel (paarig in der Anlage (bildet die Epiphysalleiste. *pq.* Palatoquadratknorpel. *m. maxillare. t.c. trabeculae communes.*

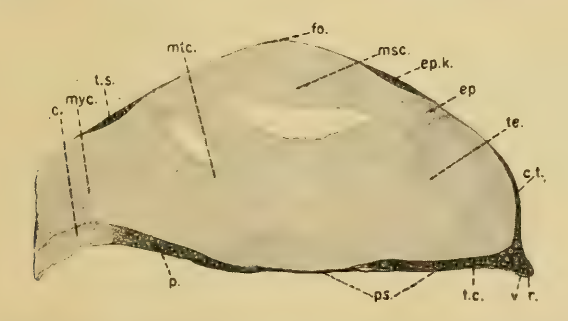
An dem ovalen, vorknorpeligen Komplex des späteren Intermaxillarknorpels, der vor dem Trabekelhorn liegt, zeigt sich die erste Chondrinbildung. Die vertikalen Äste der *intermaxillaria* sind bereits gut ausgebildet, während die horizontalen, zahntragenden Äste dieser Knochen eben erst entstehen. Der Palatoquadratknorpel ist nach vorn gewachsen und reicht nunmehr bis zum *cornu trabecularum.* Er zeigt noch keine Verknöcherungen. Das *maxillare* lehnt sich vorn an ihn an, zieht dann von ihm weg als massive Spange nach unten und verläuft spitz in einer Hautfalte des Mundwinkels. Am Meckelschen Knorpel ist am Gelenkansatz das *articulare* entstanden. Längs des Hyomandibularknorpels erscheinen die *opercula* und darunter an dem Keratohyalknorpel entlang die *radii.* An den Knorpelstücken des Hyalbogens selber zeigen sich ebenfalls die ersten Knochenlamellen, das *urohyale,* je zwei *basihyalia,* die *ceratohyalia, epihyalia* und *stylohyalia.* An den übrigen Visceralbogen sind noch keine Verknöcherungen vorhanden.

Am Hinterschädel treten die *posttemporalia* und *supraclaviculae* auf. Sie verbinden mittels der kräftig ausgebildeten *claviculae* den Schädel mit dem bereits vollkommen zu seiner Bestimmung als Saugscheibe umgewandelten, stark verknöcherten Bauchflossenpaar.

III.

Cyclopterus 5—7 mm.

Die *trabeculae* und *parachordalia* bilden noch immer das Hypophysenloch, das nunmehr allerdings vom *parasphenoid* überspannt ist. Die *trabeculae communes* haben sich stark verdickt (Textfig. 4, *t.c.*) und vorn ein kurzes *rostrum* (Textfig. 4, *r.*) geliefert. Das Präethmoidalhorn ist knorpelig ausgebildet, ist nach oben gewachsen und etwas dorsalwärts umgebogen (Textfig. 4, *c.t.*). Auch die Parethmoidalhörner sind jetzt ihrer ganzen Länge nach knorpelig. Sie biegen ebenfalls dorsal um und verschmelzen über dem Gehirn beim 7 mm langen Cyclopterus (vgl. Textfig. 6*β*, *c.p.*). Schon etwas früher — beim 6 mm langen Jungfisch — stellt sich eine knorpelige Verbindung von den Parethmoidalanlagen zu den



Textfig. 4. Cycl. 6 mm. Sagittalschnitt durch die Mitte des Schädels. Vergr. 54. *c.* Chorda. *c.t* *cornu trabecularum* (Präethmoidalhorn). *ep* Epiphyse. *ep.k.* Epiphysalknorpel. *msc. mesencephalon. mtc. metencephalon. myc. myelencephalon. p. parachordalia. ps. parasphenoid. r. rostrum. t.c. trabeculae communes. te. telencephalon. t.s. tectum synoticum. v. vomer.*

Epiphysalknorpeln heraus (Textfig. 4, *ep.k.*) durch die seitlichen *taeniae antorbitales* (vgl. Textfig. 8, *t.a.*). Die Epiphysalknorpel sind unterdessen über dem Gehirn leistenartig verschmolzen. Von dieser Epiphysalleiste bildet sich bereits jetzt schon ein kurzer mittlerer Fortsatz nach hinten aus, die spätere *taenia media posterior* (vgl. Textfig. 8, *t.m.p.*). Eine seitliche Verbindung des Epiphysalknorpels mit den Postorbitalfortsätzen der Gehörkapseln ist noch nicht vorhanden. Der chordale Teil des Kraniums hat sich zu einer einheitlichen Knorpelhöhle herausgestaltet. Die am Occipitalloch gelegenen oberen Spitzen der Gehörkapseln (vgl. Textfig. 2) sind zum *tectum synoticum* (Textfig. 4, *t.s.*, vgl. auch Textfig. 8, *t.s.*) zusammengewachsen. Vor diesem Occipitaldach liegt die große ovale Fontanelle (Textfig. 4, *fo.*), die vorn zum

Teil schon von den *frontalia* überspannt wird. Die *frontalia* überdachen nach außen die Augen, nach innen stoßen sie noch nicht zusammen. Hier wie kaudalwärts gehen sie in die sehnige Haut der Fontanelle ohne scharfe Grenze über. Da Verkalkung auf diesem Stadium noch nicht vorkommt, ist auch die einzige sichere Methode, Knochenlamellen von Bändern zu unterscheiden, nämlich die der Metallreaktion nicht anwendbar. Histologisch sind Cerebralmembran und Knochenlamelle hier nur schwer zu unterscheiden. In diesen ersten Jungfischstadien ist die Anlage der Mehrzahl der Knochen zu beobachten. Es entstehen an den Parethmoidalhörnern die *praefrontalia,* am Rostrum (Textfig. 4, *r.*) der *vomer* (Textfigur 4, *v.*), unter dem bereits ausgebildeten Skleralring die *orbitalia,* an den Epiphysalknorpeln die *frontalia,* dahinter an den dorsalen Rändern der Gehörkapseln die *parietalia.* In der Occipitalregion erscheinen ferner die *squamosa, sphenotica, exoccipitalia, alisphenoidea, epiotica* und das *basioccipitale.* Am Meckelschen Knorpel bildet sich das angulare, am Palatoquadratknorpel entstehen *palatinum* und *quadratum,* am Hyomandibularknorpel *hyomandibulare* und *symplecticum,* an den Branchialknorpeln die *branchialia.*

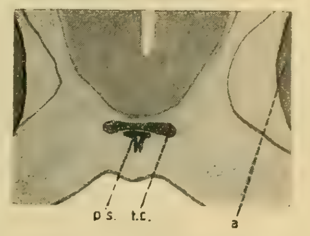
IV.

Cyclopterus 11—25 mm.

Beim elfmillimetrigen Jungfisch ist am Boden des prächordalen Neurokraniums eine bemerkenswerte Veränderung eingetreten. Der Verband zwischen *trabeculae communes* und den *parachordalia* hat sich gelöst, und zwar hinter der dünnsten Stelle des vereinigten Trabekelverlaufes etwa unter dem Achsenkreuze der Augennerven. Die Trabekularplatte bildet also nur noch einen hinteren, unteren Fortsatz des Ethmoidalknorpels. Lasdin (26) hat denselben Vorgang bei Exocoetus beobachtet, hält aber diesen unteren Ethmoidalfortsatz für eine vollkommene Neubildung. Dieselbe hat nach ihm mit der Trabekularplatte nichts zu tun, da die Trabekularanlage vorher starke Degenerationserscheinungen zeigen soll. Bei Cyclopterus habe ich solche Degeneration nicht beobachten können. Die dünnen unvereinigten Trabekeläste zeigen nur kein Wachtum mehr — genau wie die Chorda —, da ihre Stützfunktion überflüssig geworden ist. Der leistungsfähigere Knochen, das *parasphenoid,* hat am Hypophysenloch die Aufgabe der *trabeculae* mit übernommen. Das Wachstumszentrum dieses Knochens liegt am Übergange der *trabeculae* in die *trabeculae communes.* Die feinen, im Durchschnitte meist nur einige Knorpel-

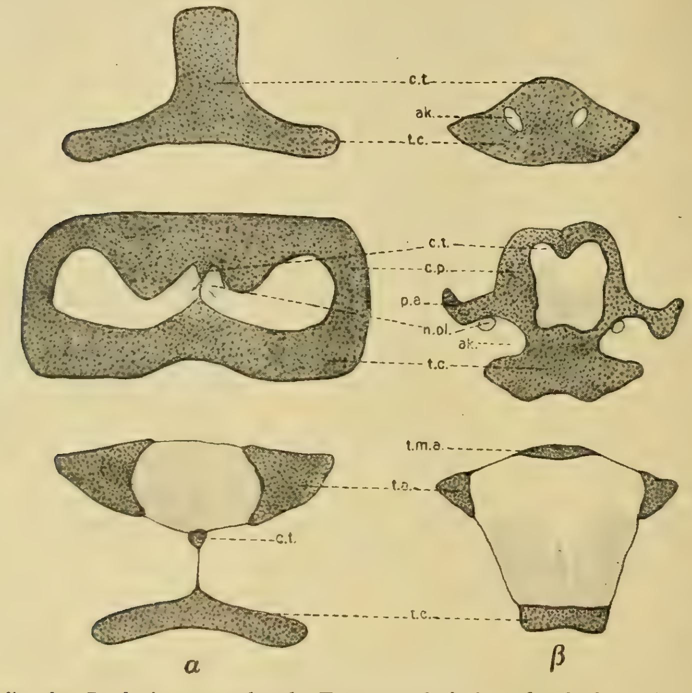
zellen aufweisenden Äste werden hier durch den Knochen verdrängt. Es handelt sich also lediglich um eine lokale Verknöcherungserscheinung an einem relativ geringen Teile der *trabeculae*. Der untere Ethmoidalfortsatz ist demnach bei Cyclopterus mit dem hinteren Teile der *trabeculae communes* homolog und zeigt so auch beim 11 mm langen Jungfisch hinten noch den typischen Trabekularplattendurchschnitt (Textfig. 5, *t.c.*). Bei Salmo liegen diese Verhältnisse noch klarer. Hier ist der Verband des dicken, keilförmigen unteren Ethmoidalknorpelfortsatzes mit den Parachordalplatten durch die unvereinigten *trabeculae* noch bei 50—60 mm langen Tieren zu beobachten.

Die Trabekularplatte zeigt in den folgenden Stadien bei Cyclopterus ein starkes Wachstum besonders in seiner vorderen Region und entwickelt sich so zum Ethmoidalknorpel. Schon beim 11 mm langen Jungfisch sind die *trabeculae communes* stark in die Dicke gewachsen (Textfig. 6 u. 7, *t.c.*). Das breite Ethmoidalhorn hat sich nach hinten weiter dorsal vom Gehirn ausgedehnt, ist mit der durch die Parethmoidalhörner gebildeten Leiste verwachsen (Textfig. 6 β, mittlere Figur, *c.t.*) und hat über dieselbe hinaus einen kurzen, dorsalen hinteren Fortsatz des Ethmoidalknorpels gebildet, die *taenia media anterior* (Textfigur 6 β, untere Figur, *t.m.a.*, vgl. auch Textfig. 8, *t.m.a.*). Seitlich von den Parethmoidalhörnern haben sich von diesen Knorpelanlagen aus die Antorbitalleisten, die Unterlagen für die Nasenblasen, entwickelt als wagerechte Platten (Textfig. 6 β, mittlere Figur, *p.a.*), die sich nach hinten verdicken und zusammen mit den Parethmoidalhörnern in die Antorbitalbänder übergehen (Textfig. 6 β, untere Figur, *t.a.*, vgl. auch Textfig. 8, *t.a.*). Unter den *processi antorbitales* oder Antorbitalleisten laufen die (bei Cyclopterus paarigen) Augenmuskelkanäle (Textfig. 6 β, mittlere Figur, *ak.*) entlang. Diese Kanäle verschmelzen bei Cyclopterus auch vorn nicht, wie es bei Salmo der Fall ist. Die Anlage des Ethmoidalknorpels ist bei Salmo etwas anders, wenn auch nicht prinzipiell verschieden von der bei Cyclopterus. Durch zeitige Hebung des Gehirns kommt es bei Salmo zur Bildung eines häutigen Septums (Textfig. 6 α, untere Figur) zwischen Gehirn und Trabekularplatte.



Textfig. 5. Cycl. 11 mm. Transversalschnitt durch die *trabeculae communes* in Augenmitte. Vergr. 54. *a.* Auge. *ps. parasphenoid. t.c. trabeculae communes.*

Die Nasenblasen liegen weiter vorn, direkt auf den *trabeculae communes* (Textfig. 6α, obere Figur, *t.c.*), rechts und links des *cornu trabecularum* (Textfig. 6α, obere Figur, *c.t.*) — bei Cyclopterus dagegen zum Teil auf den beschriebenen Parethmoidalleisten, welche sich etwa von der Mitte der Parethmoidalhörner aus bilden und höher als die Trabekularplatte liegen (Textfig. 6β, mittlere Figur, *p.a.*) — und werden durch das vorn septenartig

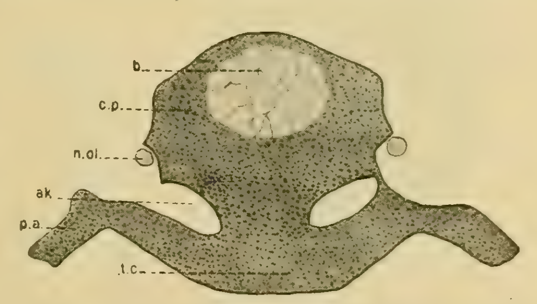


Textfig. 6. Je drei entsprechende Transversalschnitte durch die Ethmoidalregion von: α) *Salmo salar* (20 mm) und β) *Cyclopterus lumpus* (11 mm). Vergr. 54.

ak. Augenmuskelkanal. *c.p.* Parethmoidalleisten. *c.t.* Präethmoidalhorn. *p.a. processus antorbitalis* (Antorbitalleiste). *n.ol. nervus olfactorius.* *t.a. taeniae antorbitales.* *t.c. trabeculae communes.* *t.m.a. taenia media anterior.*

ausgebildete Präethmoidalhorn (Textfig. 6α, obere Figur, *c.t.*) getrennt. Wie bei Cyclopterus steigen bei Salmo seitlich von den *trabeculae communes* die *cornua parethmoidalia* auf (Textfig. 6α, mittlere Figur, *c.p.*), welche ebenfalls oben umbiegen und dorsal miteinander und dem Präethmoidalhorn verschmelzen (Textfig. 6α, mittlere Figur, *c.t.*). Von dem Präethmoidalhorn aus geht ein dünnes Knorpelband unter dem Gehirn nach hinten (Textfig. 6α, untere Figur, *c.t.*). Zwischen diesem und den *trabeculae* spannt

sich das häutige Septum aus (Textfig. 6 *α*, untere Figur). Das Gehirn geht beim 20 mm langen Salmo f. nicht mehr durch die Parethmoidalhörner hindurch, sondern beginnt erst hinter diesen und wird von den vorn sehr stark ausgebildeten Antorbitalbändern eingeklammert (Textfig. 6 *α*, untere Figur, *t.a.*). Bei dem entsprechenden Stadium eines 11 mm langen Cyclopterus zieht dagegen das Gehirn noch zwischen die Parethmoidalhörner hindurch und in die durch Verschmelzung von *trabeculae communes, cornua parethmoidalia* und *cornu praeethmoidale* gebildete Höhle hinein (Textfig. 6 *β*, mittlere Figur). Je massiver nun der Ethmoidalknorpel wird, um so mehr tritt auch bei Cyclopterus das *cavum cranii* in den folgenden Stadien zurück. Beim 17 mm langen Jungfisch liegt es bereits hinter der Gegend der Parethmoidalhörner. Zwischen den *cornua parethmoidalia* hat sich ein Blasenknorpel gebildet (Textfig. 7, *b*). Hinter diesem liegt eine massive Knorpelwand, welche sich von den Parethmoidalhörnern aus bildet und das *cavum cranii* vorn abschließt (vgl. Textfigur 10, *b*). Die Antorbitalleisten (Textfigur 6 *β*, mittlere Figur, *p.a.*) verdicken sich nach hinten (Textfig. 8, *p.a.*), schließen damit die Nasengruben (Textfig. 8, *n.g.*) nach hinten ab und gehen dann in die *taeniae antorbitales* über (Textfig. 8, *t.a.*). Gleichzeitig bilden sich von den *processi antorbitales* aus seitliche Knorpelleisten nach oben (Textfig. 6 *β*, mittlere Figur, *p.a.*), welche die Nasengruben zum Teil gegen die Orbita abgrenzen.

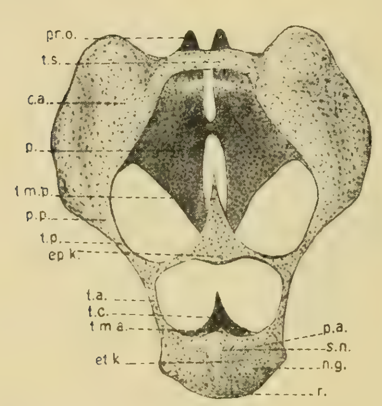


Textfig. 7. Cycl. 17 mm. Transversalschnitt durch den Ethmoidalknorpel in der Höhe der Parethmoidalleisten.
ak. Augenmuskelkanal. *b.* Blasenknorpel. *c.p. cornua parethmoidalia* (Parethmoidalleisten). *n.ol. nervus olfactorius. p.a. processus antorbitalis. t.c. trabeculae communes.*

In der Ausbildung der Nasengruben scheint mir Salmo dem Cyclopterus gegenüber das primitivere Verhalten, in der frühzeitigen Rückverlagerung des *cavum cranii* und der Septenbildung sekundäre Eigenschaften zu zeigen.

Die Ausdehnung der dorsalen Knorpelspangen ist bei den beiden verglichenen Jungfischstadien — Cyclopterus 11 mm und Salmo 20 mm — etwa dieselbe. Der Epiphysalknorpel schickt

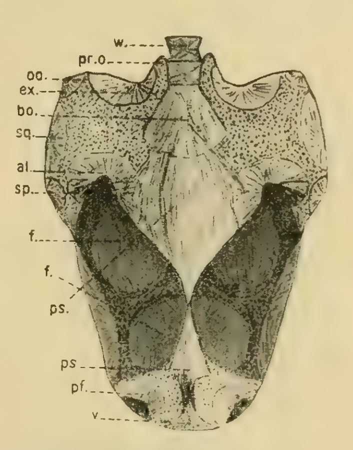
einen mittleren Fortsatz nach hinten und ist seitlich durch Knorpelbänder nach vorn mit dem Ethmoidalknorpel und nach hinten mit den Gehörkapseln verbunden (vgl. Textfig. 8). Diese hinteren Verbindungen haben sich beim 11 mm langen Cyclopterus eben erst knorpelig geschlossen. Der von der Mitte des Epiphysalknorpels nach hinten gesandte Fortsatz, die *taenia media posterior* wächst dauernd kaudalwärts und erreicht mit seiner Spitze beim 22 mm langen Jungfisch bereits die Höhe des vorderen Hyomandibularansatzes Textfig. 8, *t.m.p.*). Sonst hat sich bei dieser Größe an den dorsalen Knorpelbändern nichts prinzipiell verändert. Die *taeniae antorbitales* (Textfig. 8, *t.a.*) und *postorbitales* (Textfig. 8, *t.p.*) sind ziemlich kräftig geworden. Die Postorbitalbänder verbreitern sich in die Postorbitalfortsätze (Textfig. 8, *p.p.*) kurz hinter dem



Textfig. 8. Cycl. 22 mm. Knorpelkranium, dorsal. Bei 15facher Vergrößerung unter dem Binokular gezeichnet. (Das Kranium ist in seinem hinteren Teile etwas auseinandergebreitet, um die basalen Partien genügend erkennen zu lassen.) — Färbung: Toluidinblau. Aufhellung: Benzol-Schwefelkohlenstoff. *c.a. capsula auditoria. ep.k.* Epiphysalknorpel. *et.k.* Ethmoidalknorpel. *ng.* Nasengrube. *p. parachordale. p.a. processus antorbitalis. p.p. processus postorbitalis. pr.o. processus occipitalis* (basaler Fortstaz des Occipitalpfeilers). *r. rostrum. s.n. septum nasi. t.a. taeniae anteriores. t.c.* basaler Ethmoidalfortsatz (hervorgegangen aus *trabeculae communes*). *t.m.a. taenia media anterior. t.m.p. taenia media posterior. t.p. taeniae posteriores. t.s. tectum synoticum.*

Verknöcherungszentrum der *frontalia*. Die Parachordalplatten sind namentlich vorn stark gewachsen. Vor der Chorda verschmelzen sie ein kurzes Stück und ziehen sich nach vorn in die getrennt verlaufenden vorderen *parachordalia* aus (Textfig. 8, *p.*). Zwischen diesen und den Gehörkapselfortsätzen (Textfig. 8, *p.p.*) entsteht eine breite Knorpelmasse. An ihr liegt das *alisphenoid* (Textfig. 9, *al.*). Der Ethmoidalknorpel bildet nunmehr ein geschlossenes Ganzes (Textfig. 8, *et.k.*). Wir sehen vorn ein kurzes *rostrum* (Textfig. 8, *r.*), dahinter ein flaches, kurzes, aus dem Präethmoidalhorn oder *cornu trabecularum* hervorgegangenes *septum nasi* (Textfig. 8, *s.n.*), zu beiden Seiten die die Nasengruben (Textfig. 8, *ng.*) bildenden *processi antorbitales* (Textfig. 8, *p.a.*), welche hinten in die *taeniae antorbitales* (Textfig. 8, *t.a.*) übergehen, und

schließlich dorsal einen kurzen hinteren Fortsatz, die *taenia media anterior* (Textfig. 8, *t.m.a.*) und ventral einen längeren, aus den *trabeculae communes* hervorgegangenen Fortsatz (Textfig. 8, *t.c.*). Wir haben hier bereits einen Zustand des Knorpelkraniums, der auch beim erwachsenen Tiere — abgesehen von den bei der Verschmelzung von Ethmoidal- und Epiphysalknorpel verschwindenden vorderen Bändern — noch recht gut herauszuerkennen ist. Auch die Knochen sind in ihrer typischen Lagerung, wenn auch noch nicht in ihrer ganzen Ausdehnung vorhanden. Das *ethmoidale* ist beim 11 mm langen Cyclopterus nunmehr auch erschienen, und zwar an der Vereinigung der Parethmoidalhörner mit dem Präethmoidalhorn (vgl. Textfig. 6β, mittlere Figur, *c.t.*), eben so vor dem *ethmoidale* die kleinen dicht unter dem Korium liegenden *nasalia* und am Palatoquadratknorpel die *pterygoidea*. Gleichzeitig ist am *tectum synoticum* (Textfig. 8, *t.s.*) das *supraoccipitale* entstanden, ebenso an den basalen Außenkanten der hinteren Gehörkapselwand die *opistotica* (Textfig. 9, *oo.*), so daß beim 11 mm langen Jungfisch bereits alle Knochen somit vorhanden sind. Die durch den Epiphysalknorpel in einen kleineren vorderen und einen größeren hinteren Teil gespaltene dorsale Fontanelle (vgl. Textfig. 8) wird zum größten Teil von den *frontalia* überdacht. In dem vorderen Teil der Fontanelle bleibt noch längere Zeit eine mediale Lücke zwischen den *frontalia* erhalten, die in Lage und Form an die bei vielen Siluriden, Characiniden und Cypriniden noch beim erwachsenen Tiere erhaltene Frontallücke erinnert. Das *basioccipitale* ist in seiner hinteren Hälfte typisch wirbelartig gestaltet (Textfig. 9, *bo.*). Die seitlich von diesem Knochen liegenden *exoccipitalia* (Textfig. 9, *cx.*) umklammern mit ihren Knochenlamellen die *processi occipitales* (Textfig. 8 u. 9, *pr.o.*). Diese Occipitalfortsätze schließen beim 22 mm langen Cyclopterus erst einen kleinen Teil des ersten Wirbels ein (Textfig. 9, *w.*), der später fast



Textfig. 9. Cycl. 22 mm. Knorpelkranium, ventral. Bei 15facher Vergrößerung unter dem Binokular gezeichnet. Färbung: Alizarin. Einbettung in Glyzerin. *al. alisphenoid. bo. basioccipitale. ex. exoccipitale. f. frontale. oo. opistoticum. pf. praefrontale. pr.o. processus occipitalis. ps. parasphenoid. sp. sphenoticum. sq. squamosum. v. vomer. w.* 1. Wirbel.

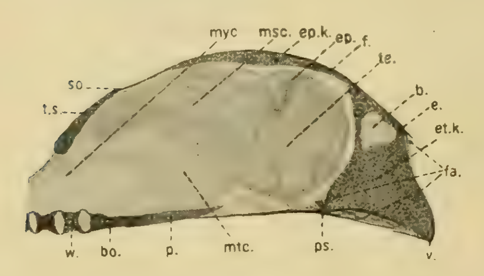
ganz zwischen sie zu liegen kommt (vgl. Taf. 16, Fig. 1). Sie laufen auch in diesem Stadium unter zwei Nervenaustritten hin, von denen das zweite Paar die bereits ausgebildeten oberen Bögen des ersten Wirbels durchbohrt. Während das ganze dorsale Kranium in diesen Stadien ein starkes Wachstum zeigt, bleibt die Chorda vollkommen in der Entwicklung zurück.

Für die Knochenausbildung dieser Stadien ist eine intensive Bildung sekundärer Lamellen von den Urlamellen aus charakteristisch. Im Gesamttypus weichen aber die Knochen durchaus noch nicht von dem bei Teleostiern allgemein üblichen ab. Die für die Knochen des erwachsenen Cyclopterus charakteristischen Kammerungen zeigen sich erst später. Erwähnenswert ist schließlich noch, daß beim 11 mm langen Cyclopterus die erste Kalkablagerung in den Knochen zu konstatieren ist.

V.

Cyclopterus 26—56 mm.

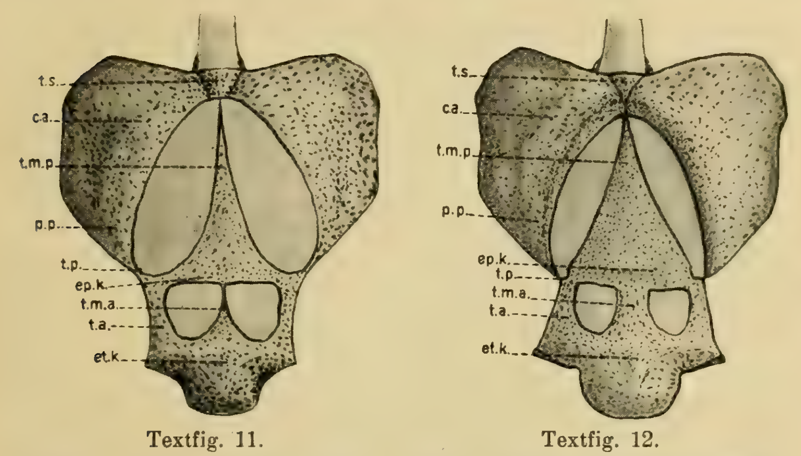
Die nun folgenden Stadien sind beherrscht durch starkes Wachstum der hinteren Partien des Ethmoidal- und Epiphysalknorpels, sowie des Postorbitalfortsatzes. Die *taenia media anterior*



Textfig. 10. Cycl. 28 mm. Sagittalschnitt durch die Mitte des Kraniums. Vergr. 15. *b.* Blasenknorpel, an der Verwachsungszone von Prä- und Parethmoidalhörnern. *bo. basioccipitale. e. ethmoid. ep.* Epiphyse *ep.k.* Epiphysalknorpel. *et.k.* Ethmoidalknorpel. *f. frontale. fa.* Fasergewebe. *msc. mesencephalon. mtc. metencephalon. myc. myelencephalon. p. parachordale. ps. parasphenoid. so. supraoccipitale. te. telencephalon. t.s. tectum synoticum. v. vomer. w.* 1. Wirbel.

wächst schnell nach hinten und ist beim 28 mm langen Cyclopterus bereits mit dem Epiphysalknorpel verschmolzen (Textfig. 10 unter *f.*). Dadurch ist die vordere Fontanelle in zwei Teile geteilt worden (vgl. Textfig. 11). Ein medialer Sagittalschnitt durch den Schädel dieses Stadiums zeigt uns den massiven Ethmoidalknorpel (Textfig. 10, *et.k.*). Hinter dem *ethmoid* (Textfig. 10, *e.*), das zwischen seinen vorderen Lamellen schon das an Bedeutung allmählich zunehmende Fasergewebe (Textfig. 10, *fa.*) zeigt, sehen wir die beim Stadium 17 schon beschriebene Blasenknorpelhöhle (Textfig. 10, *b.*) und die den Blasenknorpel vom Cavum trennende

Knorpelwand. Der untere Ethmoidalfortsatz liegt mit seiner Spitze im Verknöcherungszentrum des *parasphenoid* (Textfig. 10, *ps.*). Hier — etwa unter Augenmitte — finden wir ihn auch beim erwachsenen Tier noch. Von den *parachordalia* (Textfig. 10, *p.*) sind in diesem durch die Mitte des Schädels geführten Längsschnitt die vorderen *parachordalia* nicht zu sehen, da sie medial nicht zusammenstoßen. Der mittlere Fortsatz des Epiphysalknorpels (Textfig. 10, *ep.k.*) erreicht das bereits typisch gestaltete *tectum synoticum* (Textfig. 10, *t.s.*) noch nicht. Dies ist erst bei einem 38 mm langen Cyclopterus der Fall. Als feine Spitze zieht



Textfig. 11. Textfig. 12.

Textfig. 11. Cycl. 38 mm. Kranium, dorsal. Vergr. 10. Färbung: Methylgrün. Aufbewahrung nach Differenzieren in 2%iger Essigsäure in 80%igem Alkohol.

c.a. capsula auditoria. ep.k. Epiphysalknorpel. *et.k.* Ethmoidalknorpel. *p.p.* Postorbitalfortsatz. *t.a. taeniae anteriores. t.m.a. taenia media anterior. t.m.p. taenia media posterior. t.p. taeniae posteriores. t.s. tectum synoticum.*

Textfig. 12. Cycl. 56 mm. Kranium, dorsal. Vergr. 7. — Technik und Bezeichnungen wie unter Textfig. 11.

sich hier die *taenia media posterior* nach hinten aus (Textfig. 11, *t.m.p.*) und teilt die große Fontanelle in zwei Hälften. Die *taeniae postorbitales* sind recht dünn (Textfig. 11, *t.p.*) und gehen kurz hinter ihrem Austritt aus dem Epiphysalknorpel (Textfig. 12, *ep.k.*) in die schnell sich verbreiternden, stark nach vorn gewachsenen *processi postorbitales* (Textfig. 11, *p.p.*) über. Die *taeniae antorbitales* sind sehr in die Breite gewachsen (Textfig. 11, *t.a.*), die *taenia media anterior* ist dagegen noch recht dünn (Textfig. 11, *t.m.a.*). In den folgenden Stadien verdickt sich letztere aber recht schnell, so daß sie bei einem 56 mm langen Cyclopterus schon eine be-

trächtliche Breite aufweist (Textfig. 12, *t.m.a.*). Die Fenster der vorderen Fontanelle sind dermaßen reduziert, daß wir in der Dorsalansicht (Textfig. 12) bereits den Eindruck einer großen aus Ethmoidal- und Epiphysalknorpel (Textfig. 12, *et.k.* und *ep.k.*) verschmolzenen Knorpelmasse haben. Die *taenia media posterior* (Textfig. 12, *t.m.p.*) ist auch viel breiter geworden und hat fast schon die Ausdehnung, wie sie beim erwachsenen Tier vorliegt, erreicht. Die dicken Postorbitalfortsätze (Textfig. 12, *p.p.*) erstrecken sich nunmehr bis dicht an den Epiphysalknorpel. Der Verband zwischen den *processi postorbitales* und dem *cartilago epiphysalis* durch die *taeniae postorbitales* ist nicht mehr vorhanden (Textfig. 12, *t.p.*). Die starke Verknöcherung des *frontale*, dessen Verknöcherungszentrum hier liegt, hat den Knorpel an dieser Stelle verdrängt. Abgesehen von den beiden Fenstern der vorderen Fontanelle, die sich sehr bald schließen, liegen bei dem Knorpelkranium eines 56 mm langen Cyclopterus schon die Verhältnisse des ausgewachsenen Tieres vor.

Das Fasergewebe ist bereits beim Stadium 28 wohl zu bemerken (Textfig. 10, *fa.*) und erhält immer mehr Bedeutung. Die Knochenlamellen gestalten sich nach und nach komplizierter. Sie wachsen nur wenig in die Breite, vergrößern dagegen dauernd ihre Flächen und verbinden dieselben durch seitliche Querlamellen. Wir haben in diesen Stadien die Übergänge zur Kammerbildung der Knochen und zur Entwicklung des Faserstützgewebes, die für das erwachsene Tier so charakteristisch sind.

VI.

Cyclopterus 150—520 mm.

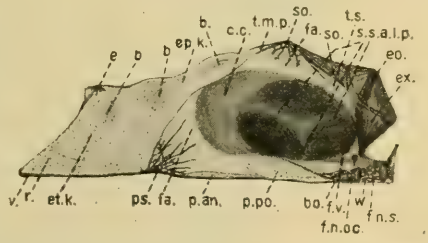
Alle bisher beschriebenen Stadien lassen sich als Embryonal- und Jungfischstadien zusammenfassen. Sie haben das gemeinsame Kennzeichen vornehmlich, daß das *cavum cranii* bei ihnen noch durch die Orbita bis zum Ethmoidalknorpel zieht.

Bei einem Cyclopterus von 150 mm Länge reicht das *cavum* nicht mehr bis Augenmitte, aber immerhin noch ein Stück in die Orbita hinein (Textfig. 13, *c.c.*). Das Cavum ist nur bis zur Hälfte mit Gehirn ausgefüllt. Der *nervus opticus* läuft eine kurze Strecke schräg durch die Orbita. Bei einem 300 mm langen Cyclopterus ist das *cavum* hinter die Orbita verlagert, wie dies auch bei noch größeren Exemplaren der Fall ist (Taf. 17, Fig. 6).

Beim 150 mm langen Cyclopterus ist das Faserstützgewebe (Textfig. 13, *fa.*) als Hülle des Cavums von Bedeutung geworden.

Ein großer Komplex dieses Gewebes füllt den Raum zwischen Ethmoidalknorpel (Textfig. 13, *et.k.*) und Cavum (Textfig. 13, *c.c.*) über dem *parasphenoid* (Textfig. 13, *ps.*) aus; ein etwas weniger mächtiger liegt unter dem *supraoccipitale* (Textfig. 13, *so.*) zwischen *taenia media posterior* (Textfig. 13, *t.m.p.*), *tectum synoticum* (Textfig. 13, *t.s.*) und *cavum* (Textfig. 13, *c.c.*). Zwei weitere Fasergewebemassen schließen die dorsalen Lücken zwischen *taenia media posterior* und dem Dach der Gehörkapseln vor dem *tectum synoticum*. Außer diesen Hauptverbreitungsgebieten ist das Fasergewebe überall zwischen den Knochenlamellen der Schädelknochen und der Wirbel zu finden.

Am Knorpelkranium ist keine prinzipielle Veränderung mehr eingetreten. Der Knorpel hat ständig an Ausdehnung gewonnen.



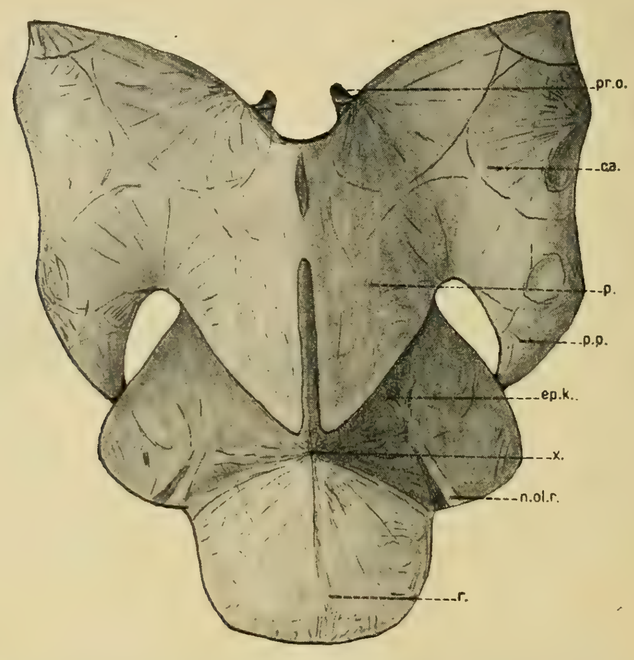
Textfig. 13. Cycl. 150 mm. Sagittalschnitt durch den Schädel, einige Millimeter von der Mittellinie entfernt, so daß auch die vorderen Parachordalplatten (*p.an.*) im Schnitt getroffen wurden. Vergr. 2. — Färbung: Alizarin. Aufbewahrung in 80%igem Alkohol.

b. Blasenknorpel. *bo. basioccipitale. c.c. cavum cranii. e. ethmoid. eo. epioticum. ep.k.* Epiphysalknorpel. *et.k.* Ethmoidalknorpel. *ex. exoccipitale. fa.* Faserstützgewebe. *f.n.oc. foramen nervi occipitalis. f.n.s. foramen nervi spinalis. f.v. foramen nervi vagi. p.an. parachordale anterius. p.po. parachordale posterius. p.s. parasphenoid. r. rostrum. so. supraoccipitale. s.s.a., l., p. septum semicirculare anterius, laterale, posterius. t.m.p. taenia media posterior. t.s. tectum synotisum. v. vomer. w.* 1. Wirbel.

Die Ethmoidalregion ist ganz besonders massiv geworden (Textfig. 13, *et.k.*). Auch die Verwachsungsstelle mit dem Epiphysalknorpel ist nicht mehr so dünn wie auf den vorhergehenden Stadien (vgl. Textfig. 10 u. 13) und wie die Verwachsungsstelle von Präethmoidalhorn und Parethmoidalhörner durch Auftreten eines Blasenknorpels gekennzeichnet (der mittlere in Textfig. 13, *b.*). Die Knochen zeigen die für das erwachsene Tier charakteristische Blätter- und Kammerausbildung (Textfig. 13, *ps*, *so*, *w*; Textfig. 16 u. 17).

Beim erwachsenen Schädel fällt sofort die mächtige Ausdehnung des Knorpels auf (Textfig. 14 u. 15). Wenn der Knorpel auch hier und da durch Knochenlamellen verdrängt ist, so hat er sich doch ständig vermehrt. Abgesehen von der bereits behandelten Durchbrechung der *trabeculae* durch das *parasphenoid* und der *taeniae antorbitales* durch die *frontalia* kommen am Neurokranium kaum noch bemerkenswerte Knorpelreduktionen vor. Das

prächordale Kranium wird durch den mächtigen Ethmoidal-Epiphysalknorpel repräsentiert (Textfig. 14 u. 15, *et.k.* u. *ep.k.*), an dem vorn ein *rostrum* (Textfig. 14 u. 15, *r.*), dahinter die Antorbitalleisten (Textfig. 15, *p.a.*) und kaudal die breite *taenia media posterior* (Textfig. 15, *t.m.p.*) noch gut ausgeprägt sind. Am chordalen Kranium lassen sich *parachordalia* (Textfig. 14 u. 15, *p.*), *capsulae auditoriae* (Textfig. 14 u. 15, *c.a.*), *tectum synoticum*

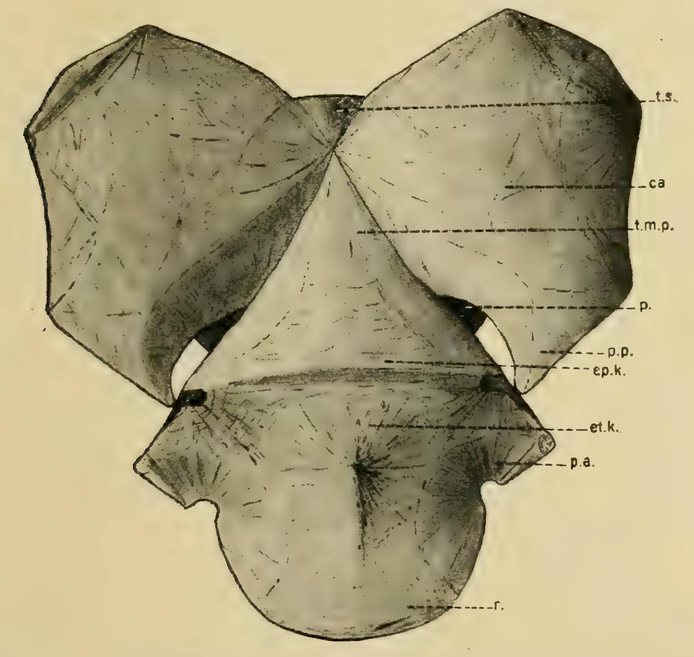


Textfig. 14. Cycl. 460 mm, geschlechtsreifes ♀. Knorpelkranium ventral. Vergr. 2. Nach vorsichtiger Bakterienmazeration in Alkohol gehärtet und abpräpariert. Färbung Methylenblau.

ca. capsula auditoria. ep.k. Epiphysalknorpel. *n.ol.r.* Rinne, in welcher der *Nervus olfactorius* verläuft. *p. parachordale. pr.o. processus occipitalis. p.p. processus postorbitalis. r. rostrum. x.* hinteres Ende des basalen Ethmoidalkeils.

Textfig. 15, *t.s.*), *processi postorbitales* (Textfig. 14 u. 15, *p.p.*) und *processi occipitales* (Textfig. 14, *p.o.*) unterscheiden. Am Visceralskelett ist der Knorpel nicht überall in so ausgedehntem Maße weitergebildet. Der Intermaxillarknorpel hat trotz der kräftigen Gestaltung des *intermaxillare* (Taf. 17, Fig. 3) ständig an Ausdehnung gewonnen. Er bettet die oberen Enden der vertikalen Äste der *intermaxillaria* ein und zieht von hier aus fast bis zu den Enden der Horizontaläste dieser Knochen (Taf. 16, Fig. 2).

Dieser allem Anschein nach letzte Rest eines ehemaligen knorpeligen Vorkieferbogens zeigt also bei Cyclopterus wenig rudimentäres Verhalten, da er gleichsam als Auflager der *intermaxillaria* am Kranium eine neue Funktion übernommen hat. Der Palatoquadratknorpel hat sich zu einer breiten Knorpelmasse entwickelt, welche an den Kanten von *palatinum, quadratum* und *metapterygoid* eingefaßt wird (Taf. 17, Fig. 2). Der MECKELsche Knorpel bleibt etwas in der Entwicklung gegenüber seinen starken Verknöcherungen zurück, ebenso das Knorpelstück des *urohyale*. In den übrigen



Textfig. 15. Cycl. 460 mm, geschlechtsreifes ♀. Knorpelkranium dorsal. Vergr. 2. Technik wie unter Textfig. 15.

c.a. capsula auditoria. ep.k. Epiphysalknorpel. *et.k.* Ethmoidalknorpel. *p. parachordale. p.a. processus antorbitalis. p.p. processus postorbitalis. t.m.p. taenia media posterior. t.s. tectum synoticum. r. rostrum.*

Hyalknorpelstücken überwiegt der Knorpel über die Knochenbildungen der *basihyalia, ceratohyalia, epihyalia* und *stylohyalia*. Den Knochen kommt hier nur eine Bedeutung als Verstärkung des Knorpels an der Oberfläche desselben zu (Taf. 16, Fig. 5). Auch im *hyomandibulare* und *symplecticum* ist der Hyomandibularknorpel gut entwickelt. In den Branchialbögen ist der Knorpel unzweifelhaft das wichtigste Stützelement geblieben.

Die Verknöcherungen des Schädels.

Das Dach des Schädels ist fast ganz von den großen *frontalia* überdeckt. Hinter ihnen liegen die bedeutend kleineren *parietalia* und zwischen diesen das *supraoccipitale* (Taf. 16, Fig. 2). Letzteres zieht zugleich an der Hinterwand des Kraniums hinab, reicht aber nicht bis zum Occipitalloch. Das *tectum synoticum* bleibt also über der Austrittstelle des Medularrohres von Knochenlamellen frei (Taf. 17, Fig. 4). Das *supraoccipitale* umschließt vorn die *taenia media posterior*, hinten das *tectum synoticum* und zwischen beiden einen Fasergewebskeil, in welchen es zahlreiche Knochenlamellen hineinsendet (Taf. 17, Fig. 6). Das Occipitalloch wird basal vom *basioccipitale* und lateral von den *exoccipitalia* umschlossen (Taf. 17, Fig. 4). Das *basioccipitale* enthält in seiner trichterförmigen, wirbelähnlichen hinteren Öffnung ein wohlentwickeltes Chordagewebe (Taf. 17, Fig. 6). Seine Knochenlamellen haben den Knorpel der Occipitalpfeiler teilweise verdrängt, umklammern vorn die *parachordalia* und gehen dort in die Lamellen des *parasphenoid* über (Taf. 17, Fig. 6). Die *exoccipitalia* haben die Occipitalfortsätze mit Knochenlamellen überzogen und umschließen mit diesen Fortsätzen den ersten Wirbel beiderseits. Den knorpeligen Enden der *processi occipitales* entsprechen Aushöhlungen am ersten Wirbel (Taf. 16, Fig. 1). Seitlich von den *exoccipitalia* liegen an der kaudalen Schädelwand die *opistotica* und darüber die *epiotica* (Taf. 17, Fig. 4), die dorsalwärts umbiegen (Taf. 16, Fig. 2). *Basioccipitale, exoccipitalia* und *opistotica* bedecken zugleich den hinteren Teil des Schädelbodens (Taf. 16, Fig. 1). Die *exoccipitalia* überlagern zu beiden Seiten das *basioccipitale.* Vor den *opistotica* bedecken die *squamosa* die Seitenwände der Gehörkapseln, greifen aber zugleich auch nach der Dorsal- und Ventralseite des Schädels über (Taf. 16, Fig. 1 u. 2; Taf. 17, Fig. 3). An der hinteren Artikulationsstelle des *hyomandibulare* ist die Knochenbildung unterblieben (Taf. 16, Fig. 1). *Epiotica* und *squamosa* werden etwas von den Spitzen der *posttemporalia,* die den Schädel mit dem Schultergürtel verbinden, überlagert (Taf. 16, Fig. 2). Die vor den *squamosa* an den Postorbitalfortsätzen liegenden *sphenotica* werden oben fast ganz von den *frontalia* überdeckt (Taf. 16, Fig. 2), unten liegen sie freier und zeigen die vordere Gelenkpfanne für das *hyomandibulare* (Taf. 16, Fig. 1). Die Spitzen der *processi postorbitales* werden von Lamellen der *frontalia* tütenförmig umgeben (Taf. 16, Fig. 1). Dort, wo die Postorbitalfortsätze in die Parachordalplatten

übergehen, liegen die *alisphenoidea* und zwischen diesen das bis zur Spitze des Ethmoidalknorpels reichende *parasphenoid* (Taf. 16, Fig. 1). Vorn wird dasselbe von der Spitze des *vomer* überdeckt (Taf. 16, Fig. 1). Den Ethmoidalknorpel umhüllen oben und unten vornehmlich die *praefrontalia* (Taf. 16, Fig. 1 u. 2). Auf der Unterseite ist je ein Olfaktoriuskanal in sie eingegraben, der am Knorpelrande aufhört. Hier durchbricht der *nervus olfactorius* die über den Knorpel hinausragende Knochenlamelle des *praefrontale,* um zur dorsal liegenden Geruchsblase zu gelangen (Taf. 16, Fig. 1). Nach der Mitte zu berühren sich die *praefrontalia* weder auf der Unter- noch auf der Oberseite des Ethmoidalknorpels. Das an dem oberen Vorsprunge des Ethmoidalknorpels liegende *ethmoid* (Taf. 17, Fig. 6) wird zum großen Teil von den *frontalia* überdeckt (Taf. 16, Fig. 2). Von der Spitze dieses Vorsprunges aus schickt es viele Knochenlamellen in den Knorpel und in eine vor diesem liegende Fasergewebsschicht (Taf. 17, Fig. 6). Unterhalb des *ethmoid* sind dem Ethmoidalknorpel die *intermaxillaria* vorgelagert. Sie bestehen je aus einem längeren und kürzeren vertikalen und einem horizontalen Aste. Seitlich von ihren Vertikalästen liegen frei unter der Haut die *nasalia,* zwei kleine Schleimkanalknochen (Taf. 16, Fig. 2). Das bezahnte *intermaxillare* steht nicht in Gelenkverbindung mit dem *articulare.* Diese Verbindung wird durch das *maxillare,* das sich an das *praefrontale* anlehnt, hergestellt (Taf. 17, Fig. 3). Über das *articulare* zieht sich das bezahnte *dentale.* Hinten liegt dem *articulare* das kleine *angulare* auf (Taf. 17, Fig. 3). Vom Ethmoidalknorpel ziehen — von der Ansatzstelle des *intermaxillare* aus — die *suborbitalia* quer über die Backe. Sie liegen dicht unter dem *Corium* und sind von den unter sie gelagerten *pterygoidea* durch Muskelpartien getrennt. Es sind drei *suborbitalia* vorhanden. Das zweite und dritte liegen im stumpfen Winkel zueinander. Über diesem liegt das kleine *postorbitale.* Unter der vorderen Spitze des ersten *suborbitale* lehnt sich das *palatinum* an den Ethmoidalknorpel an. Von ihm aus leitet am Palatoquadratknorpel das *pterygoid* zum *quadratum* und das *entopterygoid* zum *metapterygoid* über. In das *quadratum* schiebt sich von hinten das hornartige *symplecticum* hinein (Taf. 17, Fig. 3). An dieses schließt sich nach oben das *hyomandibulare* an. Der vom *symplecticum* eingeschlossene Knorpel geht in den unteren Fortsatz des *hyomandibulare* über. Unter diesem zieht das lange *praeoperculum* nach vorn bis zum *articulare.* An den hinteren Fortsatz des

hyomandibulare (Taf. 17, Fig. 3) setzt sich das etwa dreieckige *operculum* an. Von ihm aus leitet das hinten in zwei schmale Bänder sich teilende *suboperculum* und das vorn fadenartig auslaufende *interoperculum* zum *articulare* über (Taf. 17, Fig. 3). Der Hyalapparat ist durch das unpaare *urohyale,* je zwei *basihyalia* und je ein *ceratohyale, epihyale* und *stylohyale* vertreten (Taf. 17, Fig. 3 u. 4).

Bei diesen feinen, fast durchweg dem Knorpel aufliegenden Knochenlamellen kann von Knochennähten natürlich nicht die Rede sein. Die an der Knorpeloberfläche liegenden Lamellen überdecken sich entweder (z. B. *exoccipitalia* das *basioccipitale,* Taf. 16, Fig. 1) oder erreichen einander gar nicht (z. B. *basioccipitale* und *alisphenoidea* (Taf. 16, Fig. 1); selten stoßen sie zusammen und biegen sich dann gegenseitig um (z. B. *frontalia* und *parietalia,* Taf. 16, Fig. 2).

Zusammenfassung und Schlüsse.

I.

Das Knorpelkranium des *Cyclopterus lumpus* entsteht aus folgenden Knorpelanlagen:

1. den *trabeculae* (bilden den Ethmoidalknorpel),
2. den *parachordalia* (bilden den hinteren Schädelboden),
3. den periotischen Knorpeln (bilden die Gehörkapseln und das *tectum synoticum*),
4. den Occipitalpfeilern (nehmen teil an der kaudalen Wandung des Kraniums und bilden die Occipitalfortsätze),
5. den Epiphysalanlagen (bilden das Schädeldach).

II.

Reduktionen ganzer Knorpelanlagen kommen am Kranium nicht vor. Es liegt nur unbedeutende, lokale Verdrängung von Knorpel durch Knochen vor.

III.

Die Maximalentwicklung des Knorpelschädels liegt bei dem erwachsenen Tier vor.

IV.

Die Schädelknochen haben typische Lage und Form der Teleostierknochen, die Knochenlamellen bleiben nur sehr dünn.

V.

Neben Knorpel und Knochenlamellen kommt als Stützgewebe des Lumpschädels ein faseriges Bindegewebe in Betracht.

ad I.

Die *trabeculae* bilden zusammen mit den *parachordalia* in den ersten Stadien den Boden des Kraniums. Beide umschließen gemeinsam das Hypophysenloch. Die unvereinten Trabekeläste bleiben im Wachstum zurück und werden bereits bei einem 11 mm langen *Cyclopterus* vollkommen durch das *parasphenoid* verdrängt. Die *trabeculae communes* zeigen dagegen dauernd ein starkes Wachstum. Sie verdicken sich vorn und senden ein vorderes und zwei seitliche Hörner nach oben, das Präethmoidalhorn und die Parethmoidalhörner[1]), die sich später dorsal vom Vorderhirn vereinen. Bei ihrer Anlage sind die Parethmoidalhörner oben und unten knorpelig, in der Mitte aber noch vorknorpelig (Textfig. 3*β*, *c.p.*). Das könnte dazu verleiten, die Parethmoidalknorpel als selbständige Anlagen anzusehen. Ich kann mich zu dieser Annahme nicht entschließen, sondern halte die frühzeitige Verknorpelung des oberen Teiles für eine phylogenetisch sekundäre Erscheinung und die Parethmoidalhörner für eine ursprünglich im Zusammenhange mit den *trabeculae communes* entstandene Bildung, wie dies ja auch bei *Gasterosteus* (58) und *Clupea* (41) der Fall zu sein scheint. Bei einem *Cyclopterus* von 11 mm Länge sind Präethmoidalhorn, Parethmoidalhörner und Trabekularplatte bis auf zwei kleine, seitlich vom Präethmoidalhorn vor der Verschmelzung von Prä- und Parethmoidalhörnern liegende Fensterchen verschmolzen, so daß das Vorderhirn höhlenartig umschlossen ist.

Die Verhältnisse liegen bei einem 11 mm langen *Cyclopterus* prinzipiell genau so wie bei einem 20$^1/_2$ mm langen *Lepidosteus*, abgesehen natürlich von der abnormen Rostrumausbildung dieses Knochenganoiden. Die Parethmoidalhörner entsprechen der Paraphysearleiste, das Präethmoidalhorn der *taenia tecti media anterior* VEITS (60). Bei *Cyclopterus* kommen ferner von der Wurzel der Parethmoidalhörner aus besondere Antorbitalleisten als Stützen für die Nasenblasen und Abschluß der Nasengruben gegen die Orbita hin zur Ausbildung. Vorn wird die Spitze der *trabeculae communes* in ein kurzes *rostrum* ausgezogen. Hinten verwandelt sich die Trabekularplatte in einen kräftigen, mit seiner kaudalen Spitze ständig etwa unter dem Achsenkreuze liegenden unteren Ethmoidalfortsatz. Die sich von hinten in die Trabekularplatte hineinschiebenden Augenmuskelkanäle verschmelzen zu keiner Zeit

1) Die Bezeichnungen Präethmoidalhorn und Parethmoidalhörner übernehme ich von SWINNERTON (58).

und an keiner Stelle. Dorsal schließen sich die vor der — durch die Parethmoidalhörner gebildeten — Parethmoidalleiste liegenden Fensterchen sehr bald. Von dieser Leiste geht ein mittlerer Fortsatz, die *taenia media anterior,* und zwei seitliche Bänder nach hinten, die *taeniae antorbitales.* Diese Fortsätze erreichen früher oder später den Epiphysalknorpel und werden in die bei einem 56 mm langen *Cyclopterus* schon fast vollzogene Verschmelzung von Ethmoidal- und Epiphysalknorpel mit aufgenommen (Textfig. 8, 11, 12). Mit der massiven Ausbildung des Ethmoidalknorpels hängt die erste Zurückdrängung des *cavum cranii* zusammen. Dasselbe erstreckt sich zunächst durch den ganzen Schädel, liegt beim *Cyclopterus* von 17 mm Länge noch zwischen den Parethmoidalhörnern, bei 17 mm Länge bereits hinter diesen und reicht bei einem 38 mm langen Jungfisch noch bis zur Augenmitte. Später wird es durch die immer mehr in die Tiefe rückenden Augen hinter die Orbita verlagert (vgl. Textfig. 4, 10, 13 und Taf. 17, Fig. 6).

An den *parachordalia* kann man infolge der starken Ausbildung der hinteren Augenmuskel schon frühzeitig zwei Teile unterscheiden, die hinteren *parachordalia,* welche vollkommen mit den periotischen Knorpeln verschmelzen, und die durch die eingeschobenen *musculi oculi recti posteriores* etwas tiefer gelagerten vorderen *parachordalia.* Mit dem starken Wachstum der Parachordalplatten nach vorn hängt die scheinbare Rückverlagerung der Chorda zusammen. Letztere zeigt schon frühzeitig kein Längenwachstum mehr.

Aus den periotischen Knorpeln gehen die Gehörkapseln und das *tectum synoticum* hervor. Vorn entstehen an ihnen die Postorbitalfortsätze, die beim Stadium 11 mit dem Epiphysalknorpel in Verbindung treten. Ebenso verschmelzen die *processi postorbitales* mehr oder weniger mit den vorderen *parachordalia.*

Die *pila occipitalia* oder Occipitalpfeiler nehmen teil an der Bildung des Occipitalloches. Kaudal laufen sie in lange Knorpelleisten aus, die sich über zwei Nervenaustritte hin erstrecken. Diese *processi occipitales* werden von Knochenlamellen der *exoccipitalia* umgeben und reichen beim erwachsenen Tier etwa über zwei Drittel des ersten Wirbels hin. Da den Exoccipitalfortsätzen, in denen der Knorpel noch gut erhalten ist, zwei Ausbuchtungen am Wirbel entsprechen, so sieht die ganze Erscheinung fast wie eine Art Artikulation aus, bei der die Exoccipitalfortsätze die Rolle von zwei *pseudocondyli* übernommen haben (Taf. 16, Fig. 1).

Wieviel Segmente dem *Neokranium* angegliedert sind, kann

ich nicht entscheiden, da mir die ersten Jugendstadien fehlen. Von den beiden über den Occipitalfortsätzen austretenden Nerven wird der erste beim erwachsenen Tier in das Kranium eingezogenen. Er verläßt dasselbe durch das *exoccipitale*. Das zweite Nervenpaar wird nicht assimiliert. Es durchbohrt die oberen Bögen des ersten Wirbels. Aus der Tatsache, daß der erste, hinter dem *nervus vagus* im *occipitale* austretende Occipitalnerv aus vier Wurzeln sich zusammensetzt, während der den ersten Wirbelbogen durchbohrende Spinalnerv nur zwei Wurzeln besitzt, kann man schließen, daß dieser erste Nervenaustritt zwei verschmolzenen Occipitospinalnerven entspricht. *Cyclopterus* zeigt hier ein Verhalten, das zu dem bei *Silurus* überleitet. Bei *Silurus glanis* durchboren nach Jaquet (Arch. sc. méd. Bucarest 1898) die beiden Occipitospinalnerven gemeinsam das *exoccipitale*. Ein daran sich anschließendes Stadium zeigen Scomber (9) und Perca (44). Hier gehen die beiden Occipitalnerven durch zwei dicht nebeneinander liegende Löcher des *exoccipitale* nach außen. Dieses Verhalten führt wiederum über zu dem dritten Stadium bei *Cyprinodonten* und *Scomberesoces* (44). Hier verlassen die Occipitospinalnerven durch zwei ziemlich weit auseinanderliegende Löcher des *exoccipitale* das *Cavum*. Wie bei Selachiern spinale Nerven unter Verlust der dorsalen Wurzel zu occipitalen Nerven werden und verschmelzen können, so mögen auch bei Teleostiern ähnliche Prozesse vorliegen. Gegebenen Falles haben wir also im dritten Stadium die ursprünglicheren Verhältnisse vor uns.

Während die bisher behandelten vier Knorpelherde bereits im jüngsten (15 Tage alten) Stadium vorhanden sind, tritt die dorso-laterale, paarige Anlage des Epiphysalknorpels erst später (bei 24 Tage altem *Cyclopterus*) auf. Beim 6 mm langen *Cyclopterus* verschmelzen die Epiphysalknorpel dorsal zu einer Leiste. Diese tritt zunächst durch *taeniae antorbitales* mit dem Ethmoidalknorpel, bald danach durch *taeniae postorbitales* mit den Postorbitalfortsätzen der Gehörkapseln in Verbindung. Beim Übergang aus der Embryonalzeit zum erwachsenen Tier (*Cyclopterus* 50—100 mm) verschmilzt der Ethmoidalknorpel vollkommen mit dem Epiphysalknorpel.

Die für die Ontogenie der meisten Teleostier typische und bei manchen Formen [*Ostariophysen* (44, 43, 58)] im erwachsenen Zustand noch erhalten bleibende Epiphysalleiste ist das Homologon zur Supraorbitalleiste der *Ganoiden* und *Selachier*. Diese Leiste bildet sich nach Veit (60) im Zusammenhange mit den Postorbital-

fortsätzen der Gehörkapseln bei *Lepidosteus*, dagegen selbständig bei *Acanthias* nach Sewertzoff (50) aus der paarigen Alisphenoidknorpelanlage, den „Alisphenoidplatten". Eine paarige, selbständige Anlage der Epiphysalleiste liegt auch bei *Gasterosteus* (58) vor. Der Konnex mit den Gehörkapseln, der bei *Lepidosteus* so zeitig vorhanden ist, kommt hier gar nicht zustande. Auch die Verbindung des Epiphysalknorpels durch *taeniae antorbitales* mit dem Ethmoidalknorpel ist nur eine vorübergehende. Beim Karpfen bildet sich, wie ich aus einem Plattenmodell von Nusbaum (29) ersehe, der Epiphysalknorpel scheinbar genau wie bei *Lepidosteus*. Bei *Exocoetus* ist die Epiphysalleiste nach Lasdin (26) zunächst mit den Postorbitalfortsätzen im Zusammenhange und verbindet sich erst später durch die Antorbitalbänder mit dem Ethmoidalknorpel. Bei *Lophius* ist die Epiphysalanlage bereits bei den jüngsten von mir untersuchten Exemplaren von 14 mm Länge im Zusammenhange mit den Postorbitalfortsätzen. Eine Verbindung mit dem Ethmoidalknorpel scheint nicht zustande zu kommen. Die Antorbitalfortsätze des Ethmoidalknorpels bleiben kurz und zeigen auch bei einem 35 mm langen Tier noch kein Wachstum nach hinten. Wie die Verhältnisse sich bei *Salmo* entwickeln, habe ich an den mir zur Verfügung stehenden Stadien nicht verfolgen können. Jedenfalls ist hier wie bei *Cyclopterus* der Epiphysalknorpel schon sehr zeitig durch Ant- und Postorbitalbänder mit dem Knorpel der Ethmoidalregion und der Gehörkapseln verbunden (Forelle von 18 mm Länge); dasselbe Verhalten zeigt auch ein 20½ mm langer *Lepidosteus*. Diese wenigen verfolgbaren Fälle lehren uns, daß die Anlage des Epiphysalknorpels paarig und die Leistenbildung sekundär ist, daß ferner die *taeniae antorbitales* vornehmlich von der seitlichen Ethmoidalknorpelanlage (Ethmoidalhörner) und die *taeniae postorbitales* vornehmlich von den Postorbitalfortsätzen der periotischen Knorpel gebildet werden. Die Orbitalbänder sind die Reste der lateralen Knorpelanlage. Die orbitalen Seitenwände wurden überflüssig bei der — durch die Vergrößerung der Augen bedingten — Rückverlagerung des Gehirns. Bei *Ganoiden* und *Siluriden* finden wir noch laterale Knorpelwände als Hülle des lang ausgezogenen *lobus olfactorius*. Bei den meisten Teleostiern wurden dagegen bei noch stärkerer Verlagerung der Augen in die Tiefe lediglich die *nervi olfactorii* in die Länge gestreckt. Zwischen den Augen erhielt sich entweder eine breitere knorpelige und bindegewebige Masse, wie bei *Cyclopterus*, oder auch ein schmales

oft verknöcherndes Septum, wie bei *Gadiden*. Außer den seitlichen Orbitalbändern sind bei den Teleostiern auch mittlere Knorpelleisten des Schädeldaches noch vielfach zu konstatieren, nämlich die vom Ethmoidalknorpel ausgehende *taenia media anterior* und die vom Epiphysalknorpel gebildete *taenia media posterior*. Beide finden sich wie bei *Cyclopterus* bei *Salmo, Lophius, Gobius, Atherine* (POUCHET [36]), *Cyclothone* (GIERSE [18]). Bei *Cyclopterus* und *Salmo* werden sie in die Verschmelzung von Ethmoidal- und Epiphysalknorpel mit aufgenommen. Oft ist nur die *taenia media posterior* vorhanden, so bei *Gasterosteus* [SWINNERTON (58)] und *Argyropelecus* [HANDRICK (23)]. Bei allen eben genannten Teleostiern ist die *taenia media posterior* auch beim erwachsenen Tier noch mehr oder weniger vorhanden, ferner auch bei *Osmerus, Corregonus* [BAYER (3)], *Alepocephalus* [GEGENBAUR (17)], *Regalecus* [PARKER (34)], *Hoplostethus* [SUPINO (57)] und anderen. Bei *Cyclopterus* wächst die *taenia media posterior* stark in die Breite und bildet beim erwachsenen Tier die Hauptbedeckung des *cavum cranii* dorsal. In der Ausbildung des Schädeldaches liegt also bei *Cyclopterus* die Bedeutung des Epiphysalknorpels. Was schließlich die Entstehung dieses Epiphysalknorpels anbetrifft, so möchte ich, so scharf auch die paarige Anlage zu betonen ist, derselben dennoch nicht auch die Bedeutung eines phylogenetisch selbständig entstandenen Knorpelherdes zuschreiben, wie dies SEWERTZOFF für die paarigen Alisphenoidplatten annimmt. Ich halte die paarigen Epiphysalknorpel für Derivate des Knorpelbodens, deren Abgliederung schon weiter fortgeschritten ist als die der Parethmoidalhörner bei *Cyclopterus*. Parethmoidal- und Paraphyysalknorpelanlagen erscheinen beide zu gleicher Zeit und später als der kraniale Knorpelboden, beide verschmelzen auch zu gleicher Zeit zu dorsalen Leisten. Daraus, daß die in der Ontogenie zwar selbständig auftretenden und mehr und mehr dorsal verlagerten Epiphysalknorpelanlagen später entstehen als der Boden des Kraniums, dürfen wir zum mindesten auf ein größeres phyletisches Alter des Knorpelbodens schließen.

ad II.

Abgesehen von den *trabeculae* sind die Knorpelanlagen noch gut beim erwachsenen *Cyclopterus* erkennbar. Die Verdrängung der unvereinigten *trabeculae* erfolgt durch das frühzeitig ausgebildete *parasphenoid*. Die *trabeculae communes*

haben den Ethmoidalknorpel gebildet und sind ganz in ihm aufgegangen. Die *parachordalia* stellen noch beim erwachsenen Tier den Boden des Kraniums und das von ihnen gebildete *tectum synoticum* das kaudale Schädeldach dar. In der Gegend des *basioccipitale* sind die hinteren Parachordalplatten stark von Knochenlamellen durchsetzt. Die vorderen *parachordalia* sind dauernd nach vorn gewachsen und reichen beim erwachsenen *Cyclopterus* fast bis zur Spitze des basalen Ethmoidalknorpelfortsatzes. Die Gehörkapseln laufen vorn in die Postorbitalfortsätze aus. Diese gehen durch die *taeniae posteriores* in den Epiphysalknorpel über. Dieser Verband wird erst beim etwa 50 mm langen Jungfisch durch die *frontalia* geringfügig durchbrochen. Auch an den Occipitalpfeilern sind keine besonderen Reduktionen zu bemerken. Sie stellen beim erwachsenen *Cyclopterus* die Pseudokondyli und die Hinterwand des Occipitalloches vor. Der Epiphysalknorpel ist mit dem Ethmoidalknorpel verschmolzen und hat durch seinen hinteren breiten Fortsatz das Schädeldach vor dem *tectum synoticum* gebildet.

ad III.

Es läßt sich also bei *Cyclopterus* mit Recht behaupten, daß das *stadium optimum cranii*[1]) beim erwachsenen Tier vorliegt. Daß dieses Optimum erst sehr spät erreicht wird, läßt schon vermuten, daß wir es hier nicht nur mit primitiven Erscheinungen zu tun haben. Primitiv sind die Knorpelanlagen. Diese Anlagen hat aber *Cyclopterus* mehr oder weniger mit den übrigen Teleostiern gemein. Sekundär ist wohl sicher die starke Ausbildung der vorderen Knorpelmasse. Vielleicht ist sie als Anpassung an die Lebensweise dieses Fisches, der (angeheftet an Riffen) der Brandung ausgesetzt ist, zu erklären. Die nahe verwandten, paläozoologisch älteren *Gobiiden* zeigen auch nicht im entferntesten diese dem *Cyclopterus* eigentümliche starke Knorpelausbildung. In bezug auf die Orbitalregion sind die *Ganoiden* und *Siluriden* mit ihren knorpeligen Orbitalwandungen wohl die primitiveren. Beachtens-

---

1) Als *optimum cranii* bezeichnet GAUPP (1901, S. 870) das Stadium, auf dem „die meisten Teile des Knorpelschädels vorhanden sind und die Zerstörungsprozesse noch nicht begonnen haben“.

Rückbildung und Ersatz des Knorpels durch Knochen spielen bei *Cyclopterus* keine Rolle. Die Knochen sind auch beim erwachsenen Tiere nicht imstande, den Knorpel in Territorien zu zerlegen.

wert ist bei *Cyclopterus* die durch die ganze Ontogenie hindurch zu verfolgende Rückverlagerung des Gehirns, das sich zunächst durch die Orbita und die Riechgruben hindurch erstreckt und nach und nach ganz hinter die Orbita zu liegen kommt. Wir sehen hier deutlich den primitiveren Bestand dem sekundären weichen. Die Knorpelmasse ist an sich also noch kein Kriterium für die Nähe der Verwandtschaft mit primitiven Formen, etwa den *Selachiern*.

ad IV.

Die Knochen des *Cyclopterus lumpus* haben im großen und ganzen die bei Teleostiern typische Lage und Form. Unter Form verstehe ich hier lediglich die Ausbildung der oberflächlichen Lamellen ihrem Umriß nach. Diese zeigt dasselbe Bild wie bei anderen Knochenfischen. Die *opercula* weichen allerdings von der gewohnten Form etwas mehr ab. Sie sind, abgesehen von dem dreieckigen *operculum*, sehr schmal und stark reduziert. Das finden wir aber auch bei *Ostracion, Balistes* und *Lophius* (Artedi, *Ichthyologica,* Leyde (1738); Hollard, Monographie des *Ostracionides*, Ann. Sc. nat. 1857). Den *Discoboli* eigenartig ist — wie schon Garman (11) angibt — die Verlängerung des dritten *suborbitale* quer über die Backe bis zum *praeoperculum* hin. Aber auch hierzu finden wir ähnliche, wenn auch nicht so ausgesprochene Erscheinungen, z. B. bei *Gasterosteus* (58), *Sebastes* (20). Daß das *hyomandibulare* zwei Artikulationen besitzt, ist nicht so auffallend. Es kommt dies Verhalten vielfach bei Teleostiern vor, z. B. bei *Gasterosteus* (58), *Clupea, Elops, Dussumieria* (39, 40), *Scomber* (2), *Eleotris* (38), *Labrax* (6) und verschiedenen *Muraeniden* (31).

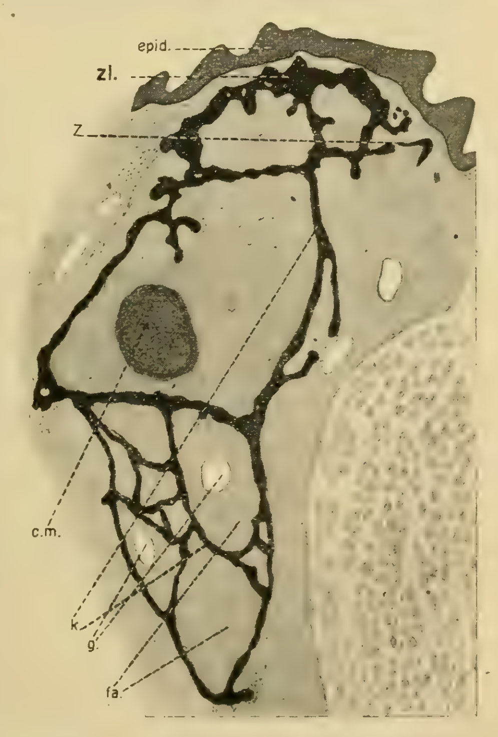
Der Bau des Knochens weicht zunächst durchaus nicht von dem bei anderen Teleostiern beobachteten ab. Der Knochen entsteht als dünne Lamelle, an der bald kurze Vorsprünge erscheinen. Bei *Cyclopterus, Lophius* und *Salmo*, von denen mir genügend junge Embryonen zur Verfügung standen, bildet sich diese erste Lamelle aus rundlichen oder länglichen bis spindelförmigen Zellen. Diese Knochenbildungszellen werden vom Jungfischstadium an mit in die Knochenanlage eingezogen. Von einer alleinigen Ausscheidung einer Grundsubstanz durch besonders dazu bestimmte Zellen könnte man nur in der Embryonalzeit sprechen. Die Kerne der Knochenbildungszellen sind entweder noch lange oder gar dauernd im Knochen zu bemerken (Fischknochen mit Knochenkörperchen), so z. B. im *maxillare* von *Cyclopterus*, bei den

Knochen von *Anguilla, Saccobranchus* und wahrscheinlich allen den Arten, die Kölliker (Verh. Phys.-Med. Ges, Würzburg 1859) als Fische mit Knochenkörperchen zusammengestellt hat; oder sie legen sich in der Längsrichtung der Lamelle eng aneinander und verschmelzen zu Kittlinien. Durch letzteren Vorgang entsteht die bei Teleostiern weit verbreitete osteoide Substanz. Dieselbe ist also ein verkalkendes Stützgewebe, dessen Knochenbildungszellen so fest miteinander verschmolzen sind, daß ihre Kerne nicht mehr einzeln zu erkennen sind. Beide Arten der Knochenbildung kommen mit allen Übergängen bei ein und demselben Fisch vor. Bei *Cyclopterus* ist die Bildung der Osteoidsubstanz die herrschende. Die erste Anlage der Knochenlamelle stellt sich bei ihm als eine Ausscheidung großkerniger Zellen des embryonalen Bindegewebes dar. Mit der Differenzierung des faserigen Bindegewebes nehmen die Knochenbildungszellen Spindelform an. Dies fällt zusammen mit der ersten Kalkablagerung (etwa *Cyclopterus* 11 mm). Bei den untersuchten Arten entwickeln sich die Knochen zunächst ganz gleich weiter, indem aus dem umgebenden faserigen Bindegewebe immer neue Knochenbildungszellen in den Knochen eingezogen werden. Diese Art der Histogenese des Knochens finden wir auch noch beim erwachsenen Tier. Ein Unterschied zwischen *Salmo* einerseits und *Lophius* und *Cyclopterus* andererseits macht sich in den älteren Embryonalstadien darin bemerkbar, daß die Knochenbildungszellen bei den beiden letzten Arten vornehmlich an den Enden der Lamellen und ihrer Vorsprünge eintreten, so daß die Knochenlamellen wenig Dickenwachstum aber ein starkes Längenwachstum zeigen. Es entstehen auf diese Weise die dünnen Lamellen des *Cyclopterus*- und *Lophius*-Knochens. Diese feinen Lamellen dringen auch in den Knorpel ein, vermögen ihn aber nicht in Knochenterritorien zu zerlegen; ebenso liegen die Verhältnisse bei *Alepocephalus* (17). Vrolik (62) unterscheidet auf Grund seiner Studien an *Salmo* und *Esox* perichondrostische und enchondrostische Knochen und zeigt zugleich, daß die enchondrostischen aus den perichondrostischen hervorgehen und daß diese Bezeichnungen lediglich ein Mengenverhältnis von Knorpel und Knochen zum Ausdruck bringen können. Bei *Cyclopterus* sehen wir alle Übergänge zu und zwischen diesen Knochenarten (vgl. *ethmoid* auf Taf. 17, Fig. 6 und *dentale* auf Textfig. 17). Während der Knorpel den Knochenlamellen einen gewissen Widerstand entgegensetzt, kommt es außerhalb derselben bei *Cyclopterus* und *Lophius* zu einer starken Entfaltung der Haupt- und

Nebenlamellen, die schließlich zu einer komplizierten Kammerung führt. In den Kammern liegt ein weit differenziertes Fasergewebe, in dem die Knochenbildungszellen immer seltener werden und schließlich nur noch an den Enden der Knochenlamellen zu finden sind. Ein Extrem der Kammerbildung konnte ich an den Knochen von *Orthagoriscus* konstatieren [1]), die wegen dieser eigentümlichen Ausbildung schon viele Bearbeiter gefunden haben [2]). Daß diese Knochen mit kammerartigem Bau von den Knochen



Textfig. 16. Cycl. 400 mm, geschlechtsreifes ♀. Transversalschnitt durch das *intermaxillare*. Vergr. 54.
fa. Faserstützgewebe. *k*. verkalkte Lamellen.



Textfig. 17. Cycl. 300 mm, geschlechtsreifes ♂. Transversalschnitt durch das *dentale*. Vergr. 15. *fa*. Faserstützgewebe. *c.m*. *cartilago Meckeli*. *epid*. Epidermis. *g*. Gefäße. *k*. verkalkte Knochenlamellen. *z*. Zahn. *zl*. Zahnleiste.

1) Dank der gütigen Fürsorge des Privatdozenten Dr. HASE und der Liebenswürdigkeit meines Kollegen SCHMIDT war mir Gelegenheit gegeben, auch *Lophius* und einige Knochen von *Orthagoriscus mola* untersuchen zu können.

2) Zur Berichtigung der Angaben NOWIKOFFS (28) möchte ich gleich hier bemerken, daß sich außer LEYDIG 1857 auch QUEKETT 1855, HOLLARD 1857, KÖLIKER 1860, DUMÉRIL 1870, HARTING 1868, TROIS 1884, STEPHAN 1900 und SUPINO 1904 mit den Knochen von *Orthagoriscus* beschäftigt haben.

anderer Teleostier nicht prinzipiell verschieden sind, hat bereits Studnicka (55) für *Lophius* ausgesprochen. Ich glaube dasselbe durch die Ontogenie des Knochens bei *Cyclopterus* und *Lophius* beweisen zu können und nehme eine ähnliche Ausbildung auch für den *Orthagoriscus*-Knochen an.

Die Kammerbildung ist bei den Knochen der Teleostier — namentlich auch in den Wirbeln — ziemlich verbreitet, und es zeigen sich alle Übergänge zum normalen durch *Salmo* bekannten Knochentypus. Es sind derartige Bildungen beschrieben worden bei *Ballistes* (Göldi 1884), *Diodon* und *Tetradon* (Harting 1868), *Ranciana* (Trois 1884), *Tetragonurus* (Mettenheimer 1855), *Trachypterus* (Leydig 1857), *Chironectes* und *Monacanthus* (Götte 1879), *Halieuthea* und *Malthe* (Hertwig 1882). Welchen Zwecken diese Knochenausbildung bei den genannten Arten im einzelnen dient, läßt sich schwer einsehen. Das eine aber ist jedenfalls sicher, es wird durch das Balken- und Kammerwerk mit wenig verkalktem Material eine große Leistungsfähigkeit erzielt.

ad V.

Die bedeutendste Stützfunktion kommt auch am erwachsenen Schädel des *Cyclopterus lumpus* dem Knorpel zu. Neben ihm und den Knochenlamellen spielt das zellenarme, zwischen den Lamellen liegende Fasergewebe bei seiner Mächtigkeit auch eine gewisse Rolle als Stützelement des Schädels. Es reicht teilweise auch über die Knochenlamellen hinaus und bildet im chordalen Kranium die Haupthülle für das *cavum cranii* (Taf. 17, Fig. 6). Überall füllt es die Lücken zwischen dem Knorpel aus und bildet mit Knorpel und Osteoidlamellen (Taf. 17, Fig. 6, *supraoccipitale*; Textfig. 17) oder nur mit den Osteoidlamellen (Textfig. 16) zusammen bei *Cyclopterus* die physiologische Einheit eines Knochens.

Abkürzungen und Synonyma.

C = Cuvier, St = Stanius, O = Owen, H = Huxley, P = Parker.

al. = alisphenoid O.
a. = Auge.
ak. = Augenmuskelkanal.
bo. = bassioccipitale O. (occipitale basilare C).
b. = Blasenknorpel.
c.a. = capsula auditoria, Ohrkapsel, periotischer Knorpel.
c.m. = cartilago Meckeli.
c.c. = cavum cranii.
c. = Chorda.

c.b.a. = commissura basicapsularis anterior.
c.p. = cornu parethmoidale (Paraphysalleiste der Ganoiden), Parethmoidalleiste.
c.t. = cornu trabecularum (= cornu praeethmoidale).
enp. = entopterygoid C. (pterygoid St., mesopterygoid P.).
ep.k. = Epiphysalknorpel, cartilago epiphysalis (Epiphysalleiste).
ep. = Epiphyse.
epid. = Epidermis.
eo. = epioticum H. (paroccipitale O., occipitale externum C.).
e. = ethmoid C. (nasale O., supraethmoidale P.).
et.k. = Ethmoidalknorpel, cartilago ethmoidalis.
ex. = exoccipitale O. (occipitale laterale C.).
fa. = Faserstützgewebe.
f.b. = fenestra basicapsularis.
f.h. = fenestra hypophyseos (basicranialis).
f.v. = fissura vagi.
fo. = Fontanelle
f.n.ol. = foramen nervi olfactorii.
f.n.oc. = foramen nervi occipitospinalis.
f.n.s. = foramen nervi spinalis.
f. = frontale C.
g. = Gefäße.
hc. = hypencephalon.
hy. = hyomandibulare H. (temporale C., epitympanicum O.).
im. = intermaxillare C. (praemaxillare bereits auch bei O.).
im.k. = Intermaxillarknorpel.
k. = verknöcherte Lamellen.
m. = maxillare C.
msc. = mesencephalon.
mp. = metapterygoid H. (tympanicum C., praetympanicum O.).
mtc. = metencephalon.
myc. = myelencephalon.
n. = nasale C. (turbinale O.).
ng. = Nasengrube.
n.ol. = nervus olfactorius.
n.ol.r. = Rinne, in welcher der nervus olfactorius am basalen Ethmoidalknorpel verläuft.
oo. = opistoticum H. (rocher C., petrosum O., occipitale posterius St., intercalare Vrolik.).
pq. = Palatoquadratknorpel.
p. = parachordalia, Parachordalplatte.
p.an. = parachordale anterius.
p.po. = parachordale posterius.
ps. = parasphenoid H. (sphenoid C., sphenoideum basilare St., basisphenoid O.).
pa. = parietale.
p.o. = pila occipitalia, Occipitalpfeiler, Occipitalbogen.
pt. = posttemporale H. (suprascapula C.).
pf. = praefrontale O. (frontale anterius C. lat. ethmoid P.).

pr.o. = processi occipitales, Occipitalfortsätze.
p.a. = processi antorbitales, Antorbitalleisten des Ethmoidalknorpels.
p.p. = processi postorbitales, Postorbitalfortsätze der Gehörkapseln.
q. = quadratum H. (jugale C., quadratojugale St., hypotympanicum O.).
r. = rostum.
s.n. = septum nasi.
s.s.a.,-l.,-p. = septum semicirculare anterius, -laterale, -posterius.
sp. = sphenoticum P. (postfrontale C.).
sq. = squamosum H. (mastoid C., pteroticum P.).
sbo. = suborbitalia C. (infraorbitalia St.).
spc. = supraclavicula H. (scapula C.)
so. = supraoccipitale O. (occipitale superius C.).
t.a. = taeniae antorbitales.
t.p. = taeniae postorbitales.
t.m.a. = taenia media anterior.
t.m.p. = taenia media posterior.
t.s. = tectum synosticum.
te. = telencephalon.
t. = trabeculae.
t.c. = trabeculae communes.
u. = urohyale O. (basibranchiostegale P.).
v. = vomer C.
v.c.t. = vorknorpelige Trabekularplatte.
w. = 1. Wirbel.
x. = Ende der basalen Ethmoidalknorpelspitze.
z. = Zahn.

(Die eingeklammerten Bezeichnungen sind vom Verfasser nicht verwendet.)

Literaturverzeichnis.

Die zahlreichen, rein topographisch die Knochen, nicht aber die knorpeligen Elemente des Teleostierschädels behandelnden Arbeiten, wie sie vornehmlich von Regan und Starks geliefert sind, sollen hier nicht mit angeführt werden.

1) Allis, E., On the Morphology of certain Bones of the Cheek and Snout of Amia Calva. Journ. of Morphol. 1898, Vol. XIV.
2) Ders., The Skull and the Cranial and first spinal Muscles and Nerves in Scomber. Journ. of Morphol. 1903, Vol. XVIII.
3) Bayer, Fr., Über einige interessante Teile vom Skelett der großen Moräne. Sitzungsber. kgl. böhm. Ges. Wiss. Prag (Math.-Nat. Kl.) 1888.
4) Balfour, F. M., A Monograph on the Development of Elasmobranch Fishes. London 1878.
5) Borchert, H., Anatomisch-physiologische Untersuchung der Haftscheibe des Cyclopterus lumpus. Diss. Kiel 1889.

6) Brühl, C. B., Zootomie aller Tierklassen, 1874—1888.
7) Bütschli, O., Vergleichende Anatomie I, 1910.
8) Cuvier, M. et Valenciennes, Histoire naturelle des poissons, Tome II, Fasc. 3. Paris 1828.
9) Duméril, A., Histoire naturelle des poissons, 1865—1870.
10) Ganin, M., Über die Entwicklung des Kopfskeletts bei Knochenfischen (Rhodeus, Gasterosteus). Zool. Anz. 1880, Bd. III.
11) Garman, S., The Discoboli. Mem. of Mus. of comp. Zoology at Harvards College Cambridge 1892, Vol. XIV.
12) Gaupp, E., Die Metamerie des Schädels. Anat. Hefte 1897, Bd. VII.
13) Ders., Alte Probleme und neuere Arbeiten über den Wirbeltierschädel. Anat. Hefte 1900, Bd. X.
14) Ders., Zur Entwicklung der Schädelknochen bei Teleostiern. Verh. Anat. Ges. Heidelberg 1903.
15) Ders., Die Entwicklung des Kopfskeletts. Handb. vergl. u. exp. Entwicklungslehre der Wirbeltiere, hrsg. von O. Hertwig, 1905, Bd. III, H. 2.
16) Gegenbaur, C., Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, Bd. I. Leipzig 1898.
17) Ders., Über das Kopfskelett von Alepocephalus rostratus. Morph. Jahrb. 1878, Suppl.-Bd. IV.
18) Gierse, A., Untersuchungen über das Gehirn und die Kopfnerven von Cyclothone acclinidens. Morph. Jahrb. 1904, Bd. XXXII.
19) Göldi, E. A., Kopfskelett und Schultergürtel von Loricaria cataphracta, Ballistes capriscus und Accipenser ruthenus. Jen. Ztschr. f. Naturw. 1884, Bd. XVII.
20) Goodrich, E. G., Cyclostomes und Fishes; in: Lankester, A Treatise on Zoology 1909.
21) Guitel, F., Recherches sur le développement des nageoires paires du Cyclopterus lumpus. Arch. de Zool. Expériment. et Générale 1896, 3e sér., Tome IV.
22) Günther, A., Handbuch der Ichthyologie 1886 (deutsch von G. v. Hayek).
23) Handrick, K., Zur Kenntnis des Nervensystems und der Leuchtorgane des Argyropelecus hemigymus. Zoologica. Orig.-Abhandl. a. d. Gesamtgeb. d. Zool., Bd. XIII, H. 32. Stuttgart 1901.
24) Harting, P., Notices zoologiques, anatomiques et histologiques sur l'Orthagoriscus ozodura. Verhandl. Kgl. Akad. v. Wintenschappen. Amsterdam 1868.
25) Huxley, T. H., Observations on the Development of some Parts of the Skeleton of Fishes. Quart. Journ. Micros. Sci. 1859, Vol. VII.
26) Lasdin, W., Bau und Entwicklung des Schädels von Exocoetus. Trav. Soc. Imp. Nat. Pétersbourg, compt. rend. des séances 1913, Tome XLIV.

27) M'Murrich, J. P., On the Osteology and Development of Syngnathus Peckianus. Quart. Journ. Microsc. Sci. 1883, Vol. XXIII.
28) Nowikoff, M., Histologischer Bau der Knochen von Orthagoriscus mola. Anat. Anz. 1910, Bd. XXXVII.
29) Nusbaum, J., Entwicklungsgeschichte und morphologische Beurteilung der Occipitalregion des Schädels und der Weberschen Knöchelchen bei den Knochenfischen (Cyprinus carpio L.). Anat. Anz. 1908, Bd. XXXII.
30) Parker, W. K., On the Structure and Development of the Skull in the Salmon. Phil. Trans. Roy. Soc. 1873, Vol. CLXIII.
31) Parkrr and Betany, Morphologie des Schädels 1879 (deutsch von B. Vetter).
32) Parker, W. K., On the Structure and Development of the Skull in Sturgeons. Phil. Trans. Roy. Soc. 1882, Vol. CLXXIII.
33) Ders., On the Development of the Skull in Lepidosteus osseus. Ebenda.
34) Ders., On the Skeleton of Regalecus argenteus. Trans. Zool. Soc. 1886, Vol. XII.
35) Pictet, F. J., Traité de Paléontologie, Edition 2. Paris 1854.
36) Pouchet, G., Développement du squelette des poissons osseux. Journ. de l'Anat. et Physiol. 1875, Tome XI; 1878, Tome XIV.
37) Rathke, Bemerkungen über den Bau des Cyclopterus lumpus. Meckels Archiv für die Physiologie, Bd. VII. Halle 1822.
38) Regan, The Osteology and classification of the Gobioid Fishes. Ann. Mag. Nat. Hist., Vol. VIII. London 1911.
39) Ridewood, W. G., On the Cranial Osteology of the Fishes of the Families Elopidae and Albulidae. Proc. Zool. Soc., Vol. II. London 1904.
40) Ders., On the Cranial Osteology of the Clupeoid Fishes. Ebenda.
41) Ryder, J. A., Development of osseous Fishes. U. S. Fish. Commission 1885.
42) Sagemehl, M., Beitr. z. vergl. Anat. d. Fische: I. Cranium von Amia calva. Morph. Jahrb. 1884, Bd. IX.
43) Ders., III. Cranium der Characiniden. Morph. Jahrb. 1885, Bd. X.
44) Ders., IV. Cranium der Cypriniden. Morph. Jahrb. 1891, Bd. XVII.
45) Schleip, W., Entwicklung der Kopfknochen bei Lachs und Forelle. Diss. Freiburg 1903.
46) Schmidt, B., Das Gebiß des Cyclopterus lumpus. Jen. Ztschr. f. Naturw. 1913, Bd. IL.
47) Schreiner, K. E., Einige Ergebnisse über den Bau und die Entwicklung der Occipitalregion von Amia und Lepidosteus. Ztschr. wiss. Zool. 1902, Bd. LXXII.
48) Sewertzoff, A., Die Entwicklung der Occipitalregion der niederen Vertebraten im Zusammenhang mit der Frage über die Metamerie des Kopfes. Bull. Soc. Imp. Nat., Tome II. Moscou 1895.

49) Ders., Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Wirbeltierschädels. Anat. Anz. 1897, Bd. XIII.
50) Ders., Die Entwicklung des Selachierschädels. Festschr. z. E. v. KUPFFER. Jena 1899.
51) Ders., Zur Entwicklungsgeschichte von Ascalabotes fascicularis. Anat. Anz. 1900, Bd. XVIII.
52) Ders., Zur Entwicklungsgeschichte von Ceratodus Forsteri. Anat. Anz. 1902, Bd. XXI.
53) STANNIUS, H., Handbuch der Zootomie der Wirbeltiere. 1. Abt.: Fische. Edition 1, 1846; Edition 2, 1854.
54) STÖHR, P., Zur Entwicklungsgeschichte des Kopfskeletts der Teleostier. Festschr. zur 3. Säkularfeier der A. J. Maximiliana Würzburg. Leipzig 1883.
55) STUDNICKA, F. K., Über einige Grundsubstanzgewebe. Anat. Anz. 1907, Bd. XXXI.
56) SUPINO, F., Contributo allo studio del tessuto osseo dell Orthagoriscus. Atti dei Lincei 1904.
57) Ders., Ricerche sul cranio dei teleostei. Ric. Anat. Lab. Roma 1901, Tome VIII; 1902, Tome IX.
58) SWINNERTON, H., A Contribution to the Morphology of the Teleostean Head Skeleton, based upon a Study of the Developing Skull of the Three-spined Stickleback (Gasterosteus aculeatus). Quart. Journ. of Micros. Sci. 1902, N. S. Vol. XXXXV.
59) VEIT, O., Besonderheiten am Primordialcranium von Lepidosteus osseus. Anat. Hefte 1907, Bd. XXXIII.
60) Ders., Die Entwicklung des Primordialcraniums von Lepidosteus osseus. Anat. Hefte 1911, Bd. XLIV.
61) VOGT, C. und JUNG, Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie. Braunschweig 1883—1884.
62) VROLIK, A. J., Studien über die Verknöcherung und die Knochen des Schädels der Teleostier. Niederl. Arch. f. Zool. 1871—1873, Bd. I.
63) WALTHER, J., Die Entwicklung der Deckknochen am Kopfskelett des Hechtes. Diss. Jena 1882.
64) WIEDERSHEIM, R., Grundriß der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Jena 1909.
65) WILLCOX, M. A., Notes on the occipital region of the trout, Trutta fario. Zool. Bull. Vol. II. Boston 1899.
66) WINSLOW, G. M., The Chondro-cranium in the Ichthyopsida. Tuft's College Studies 1898.
67) ZACHINELLI, W., Sullo sviluppo dello scheletro viscerale di Salmo fario. Boll. Soc. Zool. ital., Tome X. Roma 1909.
68) ZITTEL, K. v., Handbuch der Paläontologie. Abt. 1: Palaezoologie, Bd. III. München 1887.

Anmerkung: Während der Abfassung dieser Arbeit ist von BÖKER (H. BÖKER, Diss. med. Freiburg 1913) ein schönes Plattenmodell eines 33 mm langen Salmo salar nach einer Serie von SCHLEIP erschienen.

Tafelerklärungen.

In den Tafelfiguren ist der Knorpel blau, Bänder und Bindegewebe rot, Knochen schwarz angelegt. Fig. 1—5 geben den Schädel eines 460 mm langen Cyclopterus in den verschiedenen Ansichten. Der Schädel wurde 3 Monate in kaltem Wasser (Bakterien) mazeriert, danach gehärtet, mit Alizarin und Methylenblau gefärbt und in 80 %igem Alkohol abpräpariert.

Taf. 16.

Fig. 1. Schädel ventral, nach Beseitigung des Visceralskeletts. Vergr. 2.

Fig. 2. Schädel dorsal. Vergr. 2.

Fig. 5. Schädel lateral. Vergr. 2.

Taf. 17.

Fig. 3. Schädel kaudal. Vergr. 2.

Fig. 4. Hyalapparat. Vergr. 2.

Fig. 6. Sagittalschnitt durch die Mitte des Kraniums eines 500 mm langen Cyclopterus lumpus (geschlechtsreifes ♀). Vergr. $2\,^1/_2$. Färbung: Alizarin-Methylenblau. Aufbewahrung: 80 %iger Alkohol.

Studien zur Kenntnis des Schädels von Cyclopterus lumpus L.

2. Teil: Entstehung der Schädelknochen.

Von

Dr. **Eduard Uhlmann**, Jena.

Mit 45 Figuren im Text.

Vorwort.

Dieser Arbeit liegt im wesentlichen dasselbe Material wie dem ersten Teile meiner „Studien zur Kenntnis des Schädels von *Cyclopterus lumpus* L.“ (28)[1]) zugrunde[2]). Ziel dieser Untersuchung war, die Entwicklung der Knochen möglichst genau in ihre Einzelheiten hinein zu verfolgen. Durch den Ausbruch des Krieges bin ich zu einer kurzen Zusammenfassung der gewonnenen Resultate gezwungen. Eine Neubearbeitung der Schädelknochenentwicklung bei Fischen schien mir angebracht, da wir außer den an Lachs und Forelle von SCHLEIP (23) zusammengestellten Tatsachen nur einige aphoristische Angaben[3]) auf diesem Gebiete besitzen.

Die heute herrschende Auffassung über die Herleitung der Schädelknochen ist vornehmlich von KÖLLIKER, H. MÜLLER, GEGENBAUR und O. HERTWIG begründet worden. Von KÖLLIKER (12) stammt in erster Linie die Unterscheidung von Primordial- und Belegknochen oder — nach ihrer Entstehung aus

---

1) Die in Klammern gesetzten Zahlen verweisen auf die unter der betreffenden Nummer im Literaturverzeichnis aufgeführten Arbeiten.

2) S. dort unter „Material und Methoden“.

3) So vornehmlich die von LASDIN (13), SWINNERTON (27), WALTHER (31), GÖLDI (7), SCHMID-MONARD (24), PARKER (18), VROLIK (30), M'MURRICH (16); speziell über Zahnknochen von RÖSE (20), FRIEDMANN (3), CARLSON (2) u. a.; vgl. auch GAUPP (5).

Knorpel und Bindegewebe — Knorpel- und Bindegewebsknochen. H. Müller (15) zeigte sodann 1858 an Hand der *Ganoiden*, daß Knochenbildung immer von besonderen Zellen ausgeht und daß also die Primordialknochen keine Umbildung von Knorpel, sondern eine Neubildung darstellen. Diese Tatsache wurde von Gegenbaur (6a u. b) 1864 und 1867 für alle Wirbeltierklassen bestätigt. Zugleich wurde von diesem Forscher der Versuch gemacht, das erste Auftreten der Osteoblastentätigkeit zu lokalisieren. Er gelangte 1867 (6c, S. 67) zu dem Ergebnis: „Die ganze Erscheinung der Differenzierung des knöchernen Schädels wäre somit auf eine Anpassung der perichondralen Ossifikation an die vom knorpeligen Kranium gegebene Unterlage zurückzuführen". Die hier ausgesprochene einheitliche Ableitung aller Schädelknochen wurde von Gegenbaur selbst bereits 3 Jahre später (6d) wieder aufgegeben, indem er einige dorsale Schädelknochen als in die Tiefe gerückte Integumentossifikationen erklärte. Dieser Gedanke der dermalen Ableitung von Schädelknochen wurde 1874 von O. Hertwig (10) aufgegriffen und zugleich auch auf die Verknöcherungen der Mundhöhle übertragen. Es gelang ihm bei *Urodelen* am *vomer, palatinum* und *operculare* die Entstehung des Knochens aus Verschmelzung von Zahnsockeln ontogenetisch nachzuweisen. Für *parasphenoid, pterygoidea, maxillare, intermaxillare* und *dentale* konnte er einen solchen Nachweis nicht bringen, nahm aber auch für diese Knochen die phylogenetische Entstehung aus Zahnsockelverschmelzung an. Zugleich sah er, daß bei den *Anuren* alle diese Knochen unabhängig von den Zähnen erscheinen. Dasselbe mag ihm auch teilweise von den *Teleostiern* bekannt gewesen sein (vgl. 10, S. 50). Den Deckknochen des Schädeldaches und der Mundhöhle, die von einem gemeinsamen Hautpanzer abzuleiten seien, stellte Hertwig die Primordialknochen entgegen, als ossifizierte Teile des Primordialkraniums. Aus der Hertwigschen Arbeit resultierte demnach eine scharfe Trennung der Knochen nach der Art ihrer Entstehung in zwei Gruppen, in solche des Integumentes (in die Tiefe gerückte Zahnsockelverschmelzungen) und solche des Perichondriums (in der Tiefe, am Knorpelkranium entstandene Verknöcherungen). Demgegenüber wies van Wijhe (32) auf die Verknöcherungen von Membranen hin, welche sich dieser Gruppierung nicht unterordnen. Wie Vrolik (30) machte er ferner auch Muskelzug und Schleimkanäle für die Entstehung von Knochen geltend. Schmid-Monard (24) erbrachte sodann den ontogenetischen Nachweis, daß

sich Knochenlamellen als Muskelansätze bilden und zum Teil durch direkte Sklerotisierung von Bindegewebe entstehen. Durch die Arbeiten von GEGENBAUR (6e), VROLIK (30), VAN WIJHE (32), SCHMID-MONARD (24), SAGEMEHL (22) und ALLIS (1) kam man schließlich zu der Einsicht, daß Schädelknochen sich aus dermalen und chondralen Verknöcherungen zusammensetzen können, der Auto- und Dermokomponente. Ontogenetisch wurde das selbständige Erscheinen dieser beiden Bestandteile zunächst am *squamosum* von *Esox* 1883 durch SCHMID-MONARD (24), sodann 20 Jahre später am *squamosum, palatinum, dentale, articulare* und *pharyngeum* von *Salmo* durch SCHLEIP (23) konstatiert. Dabei zeigte es sich, daß die sogenannte Dermolamelle dieser Mischknochen außer beim *pharyngeum* gleich bei ihrem Erscheinen mehr oder weniger dicht dem Knorpel teilweise auflag. Im vergangenen Jahre erschien schließlich eine Arbeit von LASDIN (13), in welcher der Verfasser auf Grund seiner ontogenetischen Studien am *Exocoetus* mitteilt, „daß die meisten Knochen des Neurokraniums aus gemischten Knochen entstehen". „Reine Deckknochen sind nur *ethmoid* und *nasalia*". Es ist erklärlich, daß der Autor infolgedessen zu dem Schlusse gelangt, „daß es ungemein schwer ist, die Knochen auf Grund ihrer ontogenetischen Entwicklung in Primordial- und Deckknochen zu teilen".

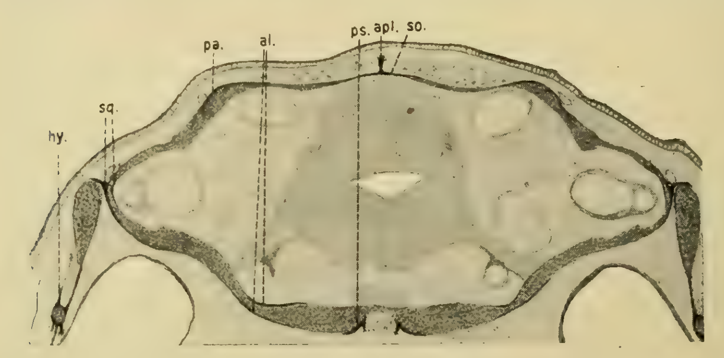
Aber nicht nur das Erscheinen selbständiger perichondraler Lamellen an sogenannten Deckknochen, sondern auch die Tatsache der vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte, daß gewisse Knochen der *Teleostier* (z. B. *ethmoid, praefrontale, sphenoticum, opistoticum*) bald als Deck-, bald als Ersatzknochen auftreten, setzt einer Scheidung der Knochen in solche dermaler und solche perichondraler Herkunft große Schwierigkeiten entgegen. Schließlich sei noch darauf hingewiesen, daß die HERTWIGsche Zahnsockeltheorie zur Erklärung des bestimmten (z. B. paarigen oder unpaaren) Auftretens und der auffälligen Übereinstimmung homologer Deckknochen in Form und Lage nicht auf gewisse, in der Gesamtorganisation liegende Momente verzichten kann. Dieselben sind in der Ausbildung der ursprünglichen Schädelhülle, des Primordialkraniums, als der Grundlage der Schädelknochenbildung zu suchen, wobei besonders die Bedeutung von Zug und Druckwirkungen für die Bildung von Knochenzentren nicht übersehen werden darf. Wie und wo die Knochen erscheinen, inwiefern gewisse Knochen vornehmlich im Dienste des Muskelansatzes, der Nahrungszerkleinerung, des Schleimkanalschutzes entstanden sind,

wieweit für die Knochenbildung rein statische Momente in Frage kommen, wodurch sich das regelmäßige Auftreten homologer Knochen an bestimmten Stellen bei den verschiedenen Teleostiern erklärt, dazu sollen im folgenden einige Beiträge geliefert werden.

Einzelbefunde.

Begonnen werden soll mit den Verknöcherungen der Occipitalregion, weil viele Momente darauf hinweisen, daß diese Knochen phylogenetisch zuletzt entstanden und vielleicht am wenigsten spezieller Anpassung und Funktionswandlung unterworfen sind, kurz am ursprünglichsten die Knochenbildung zeigen.

Das bei den Ganoiden noch vollkommen fehlende *supraoccipitale* erscheint bei *Cyclopterus* erst sehr spät, nämlich bei einem Jungfisch von 11 mm Länge. Es besteht in seiner ersten Anlage aus einer äußeren und einer inneren perichondralen Lamelle des *tectum synoticum*, die sich nach vorn vereint in die vor dem Knorpel liegende Kranialmembran fortsetzen. Das Verknöcherungszentrum liegt am Vorderende des *tectum synoticum* etwa an der höchsten Stelle dieses Knorpelbogens. Eine Verstärkung der Kranialwandung ist an dieser Stelle durch den Ansatz von Rumpfmuskulatur bedingt. Um den Muskeln eine breite Ansatzfläche zu geben, bildet sich von dem Verknöcherungszentrum

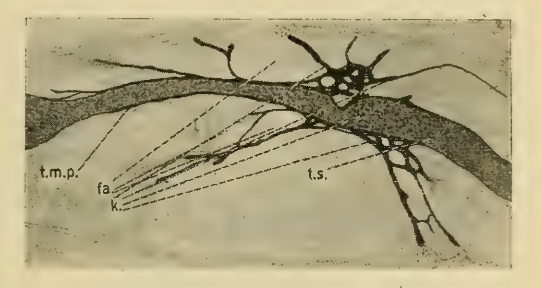


Textfig. 1. Transversalschnitt[1]) durch die Occipitalregion eines 20 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 28[2]).
al. alisphenoid. apl. Apolamelle. *hy. hyomandibulare. pa. parietale. ps. parasphenoid. so. supraoccipitale. sq. squamosum.*

1) Die Bezeichnung der Schnittrichtung bezieht sich auf den durch den ganzen Schädel geführten Schnitt.

2) Die angegebene Vergrößerung ist die der Originalzeichnung. Die Textfiguren sind sämtlich auf $^2/_3$ verkleinert.

aus der (den meisten *Teleostiern* typische) Kamm des *supraoccipitale*. Bei einem 20 mm langen *Cyclopterus* ist derselbe bereits gut ausgebildet (Textfig. 1 *apl*). Das *supraoccipitale* besteht in diesem einfachen, aber doch alle wesentlichen Verknöcherungsanlagen zeigenden Stadium aus zwei perichondralen Lamellen, einer Membranverknöcherung: den Perilamellen[1]) — und dem Kamm: einer Apolamelle[1]). Diese Teile treten im Zusammenhange, nicht getrennt auf. Mit dem Wachsen des Tieres verdickt sich die Kranialmembran stark, und es entsteht durch kräftige Wucherung dieser bindegewebsfaserartigen Zellen ein teilweise sehr dickes Faserstützgewebe über und besonders unter der Membranverknöcherung. Vornehmlich zwischen *taenia media posterior* und *tectum synoticum* breitet sich beim erwachsenen Tier ein starker Fasergewebskeil aus (vgl. Studie I, Textfig. 13 u. Taf. 17, Fig. 6). In dieses Fasergewebe werden vom Verknöcherungszentrum aus viele Knochenlamellen hineingesandt (Textfig. 2). Sie bilden schließlich nach



Textfig. 2. Sagittalschnitt durch das *supraoccipitale* eines 200 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 15.

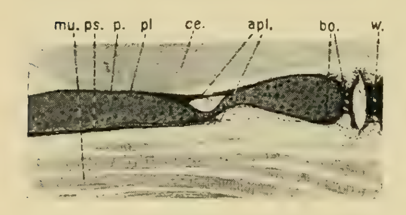
fa. Faserstützgewebe. *k.* Knochenlamelle. *t.m.p. taenia media posterior. t.s. tectum synoticum.*

Entstehung zahlreicher Querlamellen ein kompliziertes Lamellensystem (vgl. Textfig. 2 und Studie I, Textfig. 13 u. Taf. 17, Fig. 6). Der Knorpel setzt dem Eindringen der Knochenlamellen einen größeren Widerstand entgegen oder, anders ausgedrückt, der stabilere Knorpel braucht den inneren Halt durch Lamellen nicht so nötig wie das Faserstützgewebe. Daher bleiben die Knochenlamellen mehr an der Oberfläche des Occipitalbogens und dringen nur sehr spät und schwach in den Knorpel ein. Schließlich sei noch bemerkt, daß das *supraoccipitale*, das auch beim ausgewachsenen Tier noch in seinen wesentlichsten Teilen dem Knorpel aufliegt,

1) Perilamellen sind solche Lamellen, welche am Primordialkranium entweder in der am Perichondrium (perichondral) oder in oder an der dem Perichondrium als Knochenmutterboden gleichwertigen Kranialmembran (membranös) entstehen. Apolamellen werden von Perilamellen aus gebildet und dringen in das Bindegewebe hinein.

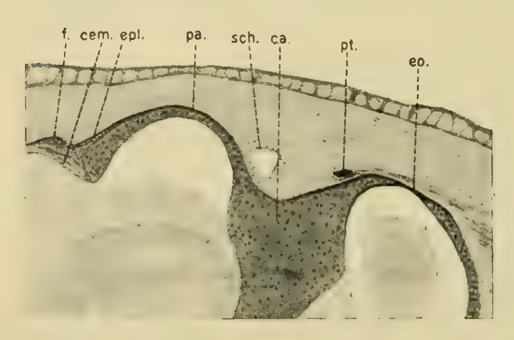
nie bis zum Occipitalloch herabreicht (vgl. Studie I, S. 296, Taf. 17 Fig. 6).

Das *basioccipitale* erscheint bereits bei einem 7 mm langen *Cyclopterus* zu beiden Seiten der Chorda als perichondrale innere und äußere Lamelle der hinteren *parachordalia* und der basalen Teile der Occipitalpfeiler im Anschluß an die zu gleicher Zeit verknöchernde Chordascheide. Am Übergang von *parachordalia* in *pila occipitalia* verdicken sich die Lamellen und



Textfig. 3. Sagittalschnitt durch das *basioccipitale* eines 19 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 54.
apl. Apolamelle. *bo. basioccipitale. ce. cerebrum. mu. musculi. p. parachordale. pl.* Perilamelle. *ps. parasphenoid. w.* Wirbel.

bilden Apolamellen (Textfig. 3 *apl.*). Die Bildung speziell dieser Lamellen, wie auch des ganzen Knochens, erklärt sich aus rein statischen Gründen als Verstärkung des schwachen Knorpelbodens zum Schutze des Zentralnervensystems wie bei den Wirbeln. Das Verknöcherungszentrum des *basioccipitale* liegt an der Hinterwand des basalen Knorpelkraniums zu beiden Seiten der Chorda. Von hier aus entwickelt sich auch der kaudale, rein wirbelartig gestaltete Teil des Knochens. Wie bei *Lepidosteus* [vgl. Veit (29 a)]

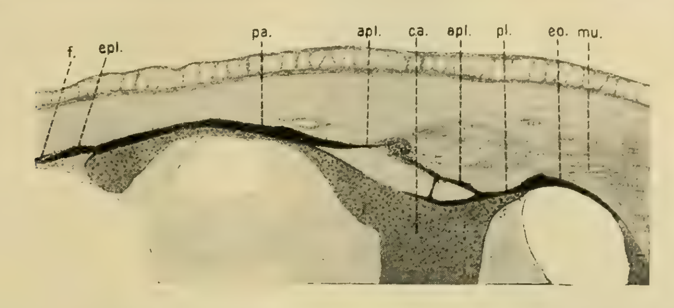


Textfig. 4. Sagittalschnitt durch die Occipitalregion eines 11 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 97.
c.a. capsula auditoria. cem. Cerebralmembran. *eo. epioticum. epl.* Epilamelle. *f. frontale. pa. parietale. pt. posttemporale. sch.* Schleimkanal.

bildet später die hintere Hälfte des Knochens unter teilweiser Verdrängung des Knorpels am Boden des Occipitalbogens ein kompliziertes Fächerwerk aus, während die vorderen Lamellen rein perichondral die hinteren *parachordalia* umfassen (vgl. Studie I, Taf. 17, Fig. 6).

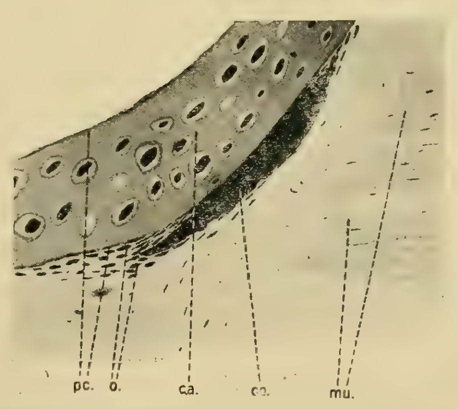
Mit dem *supraoccipitale* zusammen erscheinen beim 11 mm langen *Cyclopterus* zwei seitliche Knochen der Hinderwandung,

das *epioticum* und *opistoticum.* Beide entstehen als perichondrale Knochenlamellen zur Verstärkung des Knorpels an Muskelansatzstellen. Das dorsal übergreifende *epioticum* füllt zugleich durch Membranverknöcherung eine Lücke der Knorpelkapsel aus



Textfig. 5. Sagittalschnitt durch die Occipitalregion eines 25 mm langen *Cyclopterus.* Vergr. 54.
apl. Apolamelle. *c.a. capsula auditoria. eo. epioticum. epl.* Epilamelle. *f. frontale. mu. musculi. pa. parietale. pl.* Perilamelle.

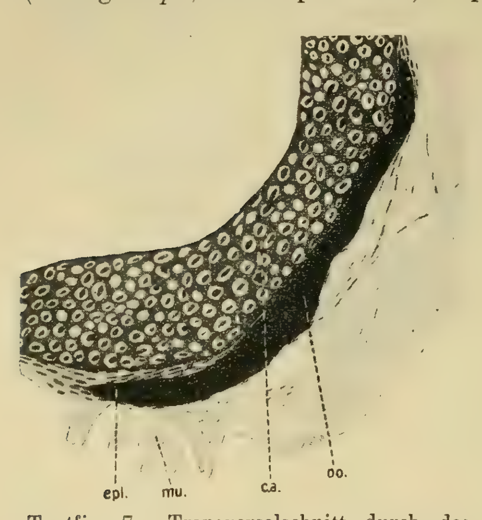
(Textfig. 4 *eo.*). An dieser Stelle liegt das Verknöcherungszentrum dieses Knochens. Hier verstärkt er sich ganz besonders und sendet von hier Apolamellen aus zum Muskelansatz (Textfig. 5 *eo.*). Zwischen den primären und sekundären Lamellen bilden sich tertiäre Verbindungslamellen aus (Textfig. 5). Es entsteht nach und nach von der Kranialhülle aus und zwar zunächst dorsalwärts das komplizierte, sehr leistungsfähige Kammerwerk. In nachembryonaler Zeit bilden sich auch an der Hinterwandung des Knochens starke Apolamellen aus (vgl. Studie I, Taf. 17, Fig. 4).



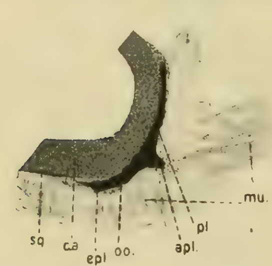
Textfig. 6. Sagittalschnitt durch das *opistoticum* eines 11 mm langen *Cyclopterus.* Vergr. 515.
c.a. capsula auditoria. mu. musculi. o. Osteoblasten. *oo. opistoticum. pc.* Perichondrium.

Das basal übergreifende *opistoticum* liegt bei seinem Erscheinen dem Knorpel teilweise direkt auf, ist aber basalwärts durch starke Zellanhäufung vom Knorpel getrennt (Textfig. 6). Dieses Verhalten verbleibt so durch die ganze Entwicklung hindurch. Es ist möglich, daß die Entfernung eines Teiles der ursprünglichen Perilamelle

vom Knorpel phylogenetisch durch Muskelansatz zu erklären ist (Textfig. 7 *epl.*, d. h. Epilamelle[1]). Später bilden sich auch echte Apolamellen an der Kaudalwand zum Muskelansatz aus (Textfig. 8), aus denen beim erwachsenen Tier das komplizierte Gebilde des *opistoticum* hervorgeht. Die Verknöcherung von Ansatzbändern spielt dabei sicherlich eine gewisse Rolle. Die Ausbildung des Knochens bei *Cyclopterus* zeigt aber, wie verkehrt es ist, das *opistoticum* als reine Sehnenverknöcherung aufzufassen oder gar aus der Reihe der integrierenden Bestandteile des Teleostierschädels zu streichen. Vielmehr hat SAGEMEHL bereits 1891 (22c, S. 557) das richtige getroffen, wenn er das deckknochenartige *opistoticum* der *Cypriniden* von der entsprechenden Knorpelverknöcherung bei *Amia* abzuleiten versucht. Bei *Cyclopterus* bewahrt der größte Teil des Knochens auch beim erwachsenen Tiere noch seine perichondrale Natur. In breiter Fläche liegt er dem Knorpel auf und sendet neben vielen kleinen Fortsätzen eine starke bandartige Sehnenverknöcherung nach hinten. Das *squamosum* reicht nicht soweit nach hinten, daß es den perichondralen Teil des *opistoticum* hätte verdrängen können, wie es bei *Salmo* der Fall ist.



Textfig. 7. Transversalschnitt durch das *opistoticum* eines 20 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 225.
c.a. capsula auditoria. epl. Epilamelle. *mu. musculi. oo. opistoticum.*

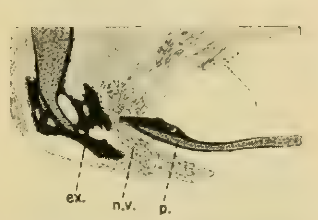


Textfig. 8. Transversalschnitt durch das *opistoticum* eines 27 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 54.
apl. Apolamelle. *c.a. capsula auditoria. epl.* Epilamelle. *mu. musculi. oo. opistoticum. pl.* Perilamelle. *sq. squamosum.*

Während die bisher behandelten Knochen ihre erste Entstehung mehr oder weniger Muskelansatz verdanken, er-

1) Epilamelle nennen wir die Perilamelle, die sich teilweise oder ganz vom Knorpel entfernt hat.

klärt sich die Anlage der nun zu besprechenden *alisphenoidea* und *exoccipitalia* vornehmlich durch besondere Beanspruchung der Kranialwandung an Nervenaustrittstellen. Das *alisphenoid* erscheint von beiden zuerst. Am Austritt des *nervus trigeminus* + *facialis* sehen wir bereits bei einem 5 mm langen *Cyclopterus* starke Zellanhäufung am Perichondrium. Die erste Anlage einer Lamelle erscheint beim 6 mm langen Fisch am Rande des Knorpelstreifens, welcher *parachordalia* und die *processi postorbitales* verbindet. Es ist bemerkenswert, daß bei diesen Knochen die nach dem Gehirn zu liegende Lamelle kräftiger (dicker und länger) ausgebildet ist als die entsprechende äußerere Lamelle (vgl. *ex.* Textfig. 9). Direkt am Nervenaustritt liegt das Wachstumszentrum des *alisphenoid*. Hier verdickt sich alsbald der Knochen und schickt von hier aus kammerartig Lamellen in das über dem Knorpel liegende Bindegewebe. In den Knorpel dringen die Apolamellen auch im Alter nur unwesentlich bei diesem Knochen ein, der auch im erwachsenen Zustande noch klar seinen perichondralen Charakter wahrt.

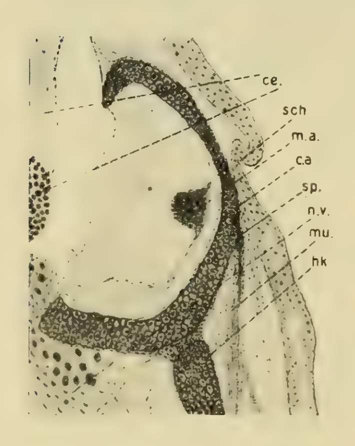


Textfig. 9. Sagittalschnitt durch das *exoccipitale* eines 22 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 54. *ex. exoccipitale. n.v. nervus vagus. p. parachordale.*

Das *exoccipitale* legt sich am Vagusaustritt als dünne innere und äußere perichondrale Lamelle beim 7 mm langen *Cyclopterus* an. Die innere Lamelle verdickt sich wieder auffallend und bildet später vom Perichondrium aus ein ziemlich massives Kammerwerk von Lamellen, die teilweise eine stärkere Ausbildung des Knorpels hier ersetzen (Textfig. 9 *ex.*). Zeitig erhält auch die äußere Lamelle apochondrale, durch Querleisten gestützte Vorsprünge, hier mehr zum Muskelansatz. Das Zentrum der Verknöcherung liegt am Nervenaustritt. Von hier aus werden auch die *processi occipitales* von perichondralen Lamellen tutenartig umgeben. Diese bei *Cyclopterus* eigenartigen, die ersten Wirbel umklammernden Fortsätze bilden durch Entwicklung vieler apochondraler Lamellen und Querlamellen jene komplizierten Kammerwerke, die bereits im ersten Teile dieser Studien besprochen sind (vgl. Studie I, S. 305—308 u. Taf. 16, Fig. 1 u. Taf. 17, Fig. 4).

Es sollen nun zwei Knochen untersucht werden, deren Ursprung recht verschieden von den einzelnen Forschern aufgefaßt wurde, das *sphenoticum* und *squamosum*. Das *sphenoticum*

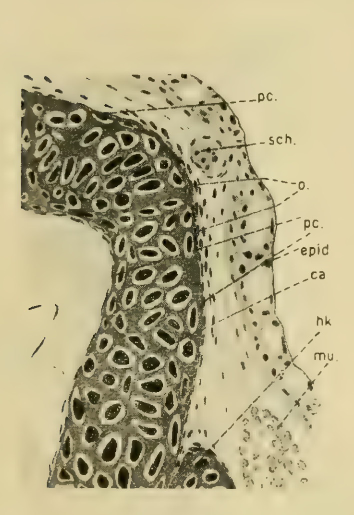
liegt auf dem *processus postorbitalis*, während das *squamosum* die Seitenwand der Gehörkapsel bildet und zugleich dorsal und ventral übergreift. Das *sphenoticum* wird teils als perichondrale Verknöcherung aufgefaßt, teils aber auch als dermale Ossifikation und als solche auch als *postfrontale* bezeichnet. Wie bei *Salmo*, so ist auch bei *Cyclopterus* das *sphenoticum* perichondraler Herkunft. Daß in älteren Stadien über einen Teil des Knochens ein Schleimkanal hinzieht, ändert an dieser Tatsache nichts. Der Knochen entsteht als perichondrale Lamelle beim 6 mm langen Cyclopterus. Vorn geht von dieser Perilamelle eine Apolamelle ab zum Muskelansatz etwa unterhalb der Schleimkanalöffnung (Textfig. 10). Die erste Entstehungsursache des *sphenoticum* ist demnach auf Muskelzug zurückzuführen. Später wächst die Knochenlamelle bis zur vorderen Hyomandibulargelenkpfanne herunter, verdankt also hier dem Gelenkansatz mit seiner Muskulatur seinen Ursprung. Der Schleimkanal wird erst noch später von einer Apolamelle des *sphenoticum* umgeben, hat aber für die Entwicklung des Knochenindividuums als solches keine Bedeutung.



Textfig. 10. Transversalschnitt durch das *sphenoticum* eines 6 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 225.
c.a. capsula auditoria. ce. cerebrum. hk. Hyomandibularknorpel. *m.a. macula acustica. mu. musculi. n.v. nervus vagus. sch.* Schleimkanal. *sp. sphenoticum.*

Viel heißer umstritten als das *sphenoticum* und sehr komplizierten Deutungen ausgesetzt ist das *squamosum*, auch *perioticum* genannt. Da dieser Knochen historisch von Bedeutung für die Auffassung von der Knochenentstehung geworden ist, ist die Geschichte seiner Wertung schon im Vorwort mit gewürdigt worden. Das Extrem seiner Deutung erreichte ALLIS (1 b), indem er es — auf Grund vergleichender anatomischer Untersuchung — aus drei Komponenten: Schleimkanal-, Membran- und Knorpelknochen herleitete. SCHMID-MONARD (24) beobachtete am Hecht, SCHLEIP (23) an Forelle und Salm die zwiefache Entstehung des *squamosum* aus Perichondral- und Dermalverknöcherung ontogenetisch. Bei *Cyclopterus* existiert eine solche selbstständige, zur dermalen Herleitung berechtigende Entstehung einer Dermolamelle, wie sie SCHMID-MONARD und SCHLEIP angeben, nicht. Die Anlage des *squamosum* wird bereits beim 5 mm

langen *Cyclopterus* durch Zellanhäufung auf dem Knorpel — und nicht getrennt von ihm — angedeutet (Textfig. 11*o*). Die erste lamellenartige Ausbildung erscheint auf dem nächsten Stadium von 6 mm. Die Knochenlamelle beginnt mit dem zweiten Hyomandibularansatz, und zwar rein perichondral. Weiter hinten entfernt sich der untere Teil der Lamelle vom Knorpel, dort wo ein starker Hyomandibularmuskel ansetzt, also ganz parallel dem *sphenoticum* (Textfig. 12), während die Knochenlamelle gleich dahinter wieder dicht dem Knorpel aufliegt. Das Ganze ist eine



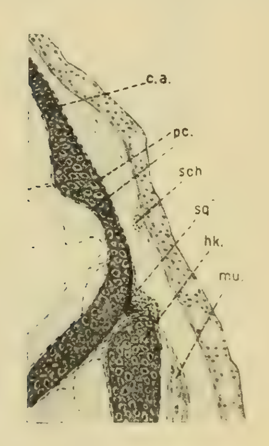
Textfig. 11. Textfig. 12.

Textfig. 11. Transversalschnitt durch die Gehörkapsel eines 5 mm langen *Cyclopterus* in der Gegend des späteren *squamosum*. Vergr. 515.
c.a. capsula auditoria. epid. Epidermis. *hk.* Hyomandibularknorpel. *mu. musculi. o.* Osteoblasten. *pc.* Perichondrium. *sch.* Schleimkanalanlage.

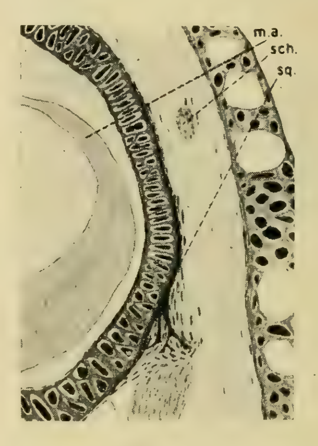
Textfig. 12. Transversalschnitt durch die Mitte des *squamosum* eines 6 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 225.
c.a. capsula auditoria. ce. cerebrum. cem. Cerebralmembran. *hk.* Hyomandibularknorpel. *mu. musculi. pc.* Perichondrium. *sch.* Schleimkanal. *sq. squamosum.*

kontinuierliche Lamelle. Der Schleimkanal ist noch nicht von Apolamellen des *squamosum* gestützt. Dagegen bilden sich bereits Apolamellen am Hyomandibularansatze (Textfig. 13). Es muß betont werden, daß bei weitem der größte Teil der Knochenlamelle bei ihrem ersten Auftreten perichondral dem Knorpel aufliegt. Das nächste Stadium von 7 mm zeigt keine wesentliche Änderung. Die Ausbildung der Apolamellen hinter dem zweiten Hyomandibularansatze wird komplizierter und leitet zur Kammer-

bildung über (Textfig. 14*sq.*). In diesem Stadium ist noch deutlich die Unabhängigkeit der Knochenanlage vom Schleimkanal zu erkennen (Textfig. 14). Erst viel später (beim 20 mm langen Jungfisch) bilden sich besondere Apolamellen zur Einfassung des Schleimkanals von der Perilamelle aus (Textfig. 15*apl.*). Schon früher hat sich an der Innenwandung des Knorpels nach dem *cerebrum* zu eine innere Lamelle des *squamosum* (Textfig. 15*pl.*) gebildet. Ein Teil der äußeren Lamelle wird immer mehr vom Knorpel abgedrängt und erscheint uns so als Epilamelle (Textig. 15*epl.*). Wie auch SCHLEIP (23) am *autosquamosum* von



Textfig. 13.



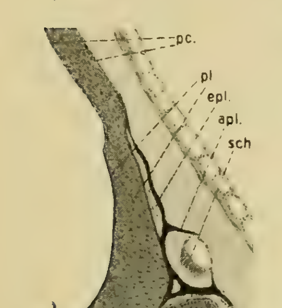
Textfig. 14.

Textfig. 13. Transversalschnitt durch den hinteren Teil des *squamosum* eines 6 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 225.
c.a. capsula auditoria. hk. Hyomandibularknorpel. *mu. musculi. pc.* Perichondrium. *sch.* Schleimkanal. *sq. squamosum.*

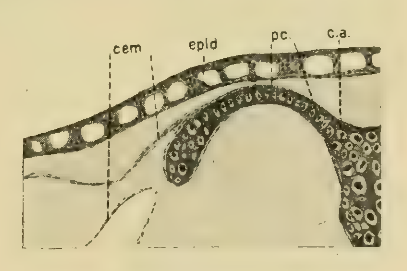
Textfig. 14. Transversalschnitt durch das *squamosum* eines 7 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 405.
m.a. macula acustica. sch. Schleimkanal. *sq. squamosum.*

Salmo beobachtete, kommen schmale Zellen zwischen Knorpel und Lamelle zu liegen oder, anders ausgedrückt, das Perichondrium zeigt eine sehr starke Tätigkeit dort, wo Knochenmaterial nötig ist, so daß die Knochenlamelle nunmehr beiderseits Zuwachs erfahren kann an der Stelle, wo sie durch Muskelansatz besonders stark beansprucht ist. Dort, wo die Epilamelle vom Knorpel abgedrängt ist, bildet sich nun von der ursprünglichen Perilamelle aus, die noch immer in bei weitem größter Ausdehnung dem Knorpel dicht aufliegt, eine neue Perilamelle (Textfig. 15*pl.*), aber nicht etwa als selbständige Autolamelle. Das *squamosum* des *Cyclopterus* entsteht also als ein einheitliches Ganzes in engster

Beziehung zum Knorpel. Ursache der Entstehung des Knochens ist wie beim *sphenoticum* der Ansatz des (zweiten) Hyomandibulargelenkes mit seiner Muskulatur. Hier am Gelenkansatz ist der Knochen am stärksten. Von diesem Knochenzentrum aus entstehen die Apolamellen zum Muskelansatze (Textfig. 13, 14, 15) und zur Umschließung des Schleimkanales (Textfig. 15). Von hier aus bildet sich das sehr komplizierte Blättergerüst des Knochens, wie wir es beim erwachsenen Tiere vor uns haben. Nach alledem ist zu erwägen, ob die sogenannte *Dermocomponente* des *squamosum* der Fische nicht ebenfalls von Perichondralverknöcherung abzuleiten ist, eine Möglichkeit, die ich zur Ergänzung GAUPPS (5c) hier konstatiere.



Textfig. 15.

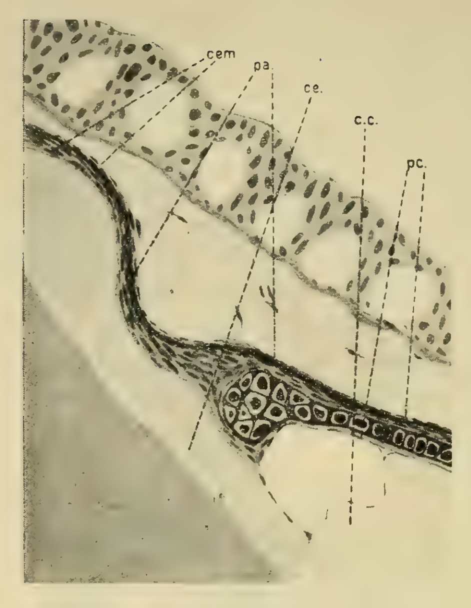


Textfig. 16.

Textfig. 15. Transversalschnitt durch das *squamosum* eines 20 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 97.
apl. Apolamelle. *epl.* Epilamelle. *pc.* Perichondrium. *pl.* Perilamelle. *sch.* Schleimkanal.

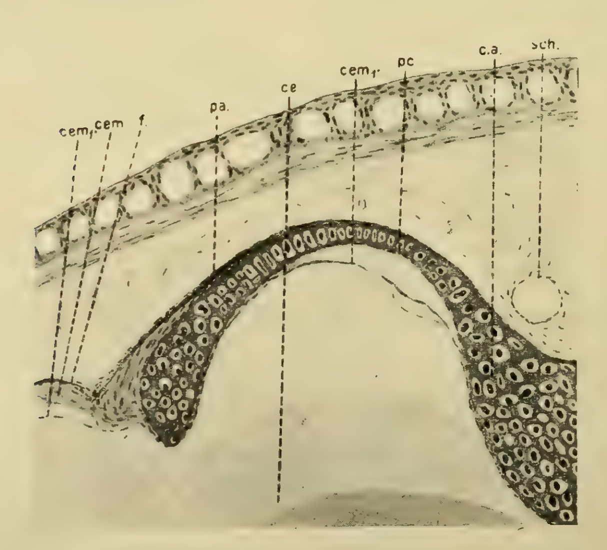
Textfig. 16. Sagittalschnitt durch die Gehörkapsel eines 6 mm langen *Cyclopterus* in der Gegend des späteren *parietale*. Vergr. 225.
c.a. capsula auditoria. *cem.* Cerebralmembran. *epid.* Epidermis. *pc.* Perichondrium.

Ich komme nun zu Knochen, die allgemein als Deckknochen bezeichnet werden und als Sockelverschmelzung von Hautzähnen phylogenetisch aufgefaßt werden sollen, so besonders die die Decke des Schädeldaches bildenden *frontalia* und *parietalia*. Ich muß gleich vorausbemerken, daß sich für diese Hypothese in der Ontogenie des *Cyclopterus* wenig Anhalt finden läßt. Beginnen wollen wir mit dem *parietale*. Es entsteht vorn an der *capsula auditoria*. Beim Sechsmillimeterstadium ist es noch nicht vorhanden, wir bemerken aber dort, wo die Cerebralmembran in das Perichondrium übergeht in derselben eine starke Zellvermehrung (Textfig. 16 *cem.*). Das Perichondrium (Textfig. 16 *pc.*) überzieht innen und außen den Knorpel. Seine Zellen liegen noch in



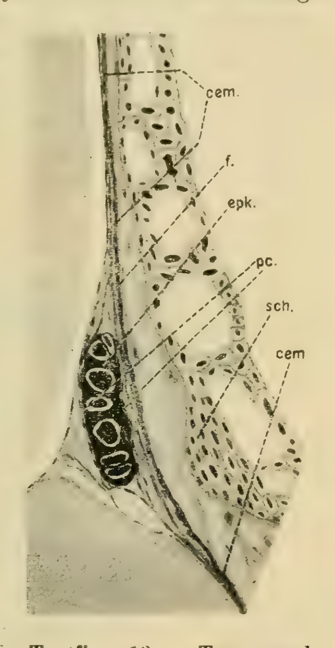
Textfig. 17. Sagittalschnitt durch das *parietale* eines 7 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 515.
c.c; *cavum cranii*. *ce. cerebrum*. *cem.* Cerebralmembran. *pa. parietale*. *pc.* Perichondrium.

schmaler, dünner Schicht dem Knorpel an, stehen aber sicherlich wie die ihnen wesensgleichen Zellen der Cerebralmembran in einem gewissen embryonalen Stadium. Sie haben die Fähigkeit sich stark zu vermehren und sind der Mutterboden für die Knochenanlage. Das sehen wir deutlich im folgenden, 7 mm langen Stadium. In der stark verdickten Cerebralmembran (Textfig. 17*cem.*) und in dem ebenso kräftige Zellvermehrung zeigenden Perichondrium (Textfig. 17*pc.*) legt sich an der Übergangsstelle vom Knorpel zur Cerebralmembran die erste Knochenlamelle an (Textfig. 17*pa.*),



Textfig. 18. Sagittalschnitt durch das *parietale* eines 11 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 225.
c.a. capsula auditoria. *ce. cerebrum*. *cem.* u. *cem*$_1$. primäre und sekundäre Cerebralmembran. *f. frontale*. *pa. parietale*. *pc.* Perichondrium. *sch.* Schleimkanal.

dort wo überhaupt kein Schleimkanal vorhanden ist (s. Textfig. 17). Im Gegenteil bleibt gerade dort, wo der Schleimkanal (Textfig. 18 u. 4 *sch.*) liegt, die Knochenbildung zunächst noch zurück. Das *parietale* entsteht also lediglich als Verstärkung der Cerebralmembran dort, wo der Knorpel nicht oder nicht mehr gebildet wird, zum Schutze des Zentralnervensystems. Die erste Anlage ist rein tektonisch zu erklären. Die Cerebralmembran verdickt sich immer mehr (Textfig. 18 *cem.*) und liefert das für *Cyclopterus* typische, an der Schädelbildung stark beteiligte Faserstützgewebe [1]). Kaudalwärts bildet sich später am *parietale* eine Apolamelle aus dort, wo die Rückenmuskeln sich an ihn ansetzen (Textfig. 5 *apl.*). Vorn liegt der Knochen weniger dicht dem Knorpel auf (Textfig. 18 *pa.*) und wird hier immer mehr vom Knorpel abgedrängt (Textfig. 5 *epl.*). Beim 25 mm langen *Cyclopterus* wird er an dieser Stelle schon etwas vom *frontale* (Textfig. 5 *f.*) überdeckt. Die teilweise Überlagerung der vorderen Spitze des *parietale* durch das *frontale* ist für den ausgewachsenen Schädel typisch.

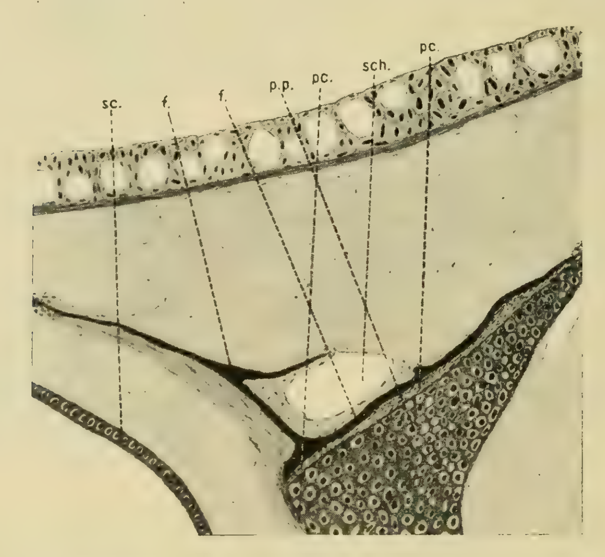


Textfig. 19. Transversalschnitt durch das *frontale* eines 6 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 515.
cem. Cerebralmembran. *epk.* Epiphysalknorpel. *f. frontale.* *pc.* Perichondrium. *sch.* Schleimkanalanlage.

Das *frontale* entsteht beim 4—5 mm langen *Cyclopterus*. Auch sein Mutterboden ist die primäre Cerebralmembran und das Perichondrium. Die erste Anlage zeigt sich in der Gegend des Epiphysalknorpels. Hier liegt auch während der ganzen Entwicklung das Verknöcherungszentrum. Auch bei *Salmo* konnte ich das Zentrum der Knochenentwicklung an dem Übergange vom Epiphysalknorpel in die *taenia* feststellen. Beim

1) Die histogenetische Entstehung der Stützgewebe des Cyclopterusschädels soll in einem III. Teil dieser Studien behandelt werden. Wichtig ist, auch histogenetisch festzustellen, wieweit überhaupt die primäre, embryonale Cerebralmembran für die Entstehung der Stützgewebe des Schädels (Faserstützgewebe, Knorpel, Knochen) in Frage kommt. Einige Beiträge dazu sollen schon im folgenden (vgl. z. B. unter *vomer*) geliefert werden.

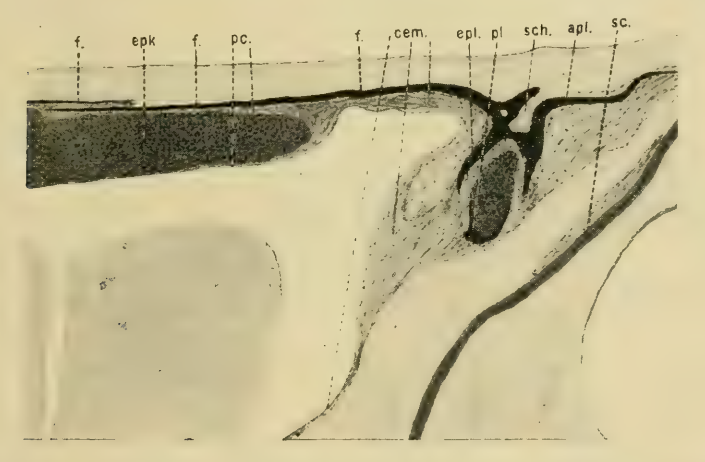
6 mm langen *Cyclopterus* liegt der Epiphysalknorpel (Textfig. 19*cpk.*) eingebettet in der Cerebralmembran (Textfig. 19*ccm.*). Der Schleimkanal (Textfig. 19*sch.*) legt sich eben erst an. Der Knochen entsteht als feine Lamelle aus Zellen der Cerebralmembran (Textfig. 19*f.*). Er erstreckt sich nach vorn bereits etwas über die *taenia antorbitalis* hin. Nach hinten wächst das *frontale* schnell bis zum *parietale*, das es beim 11 mm langen *Cyclopterus* erreicht (Textfig. 18 u. 4*f.*). In demselben Stadium überdeckt es bereits einen großen Teil des *processus postorbitalis* (Textfig. 20*pp.*). Von der Perilamelle aus haben sich nunmehr auch Apolamellen



Textfig. 20. Sagittalschnitt durch das *frontale* eines 11 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 225.
f. frontale. pc. Perichondrium. *pp. processus postorbitalis. sc.* Skleralring. *sch.* Schleimkanal.

gebildet zum Schutze der Augenhöhle (Textfig. 20*sc.*) und des Schleimkanals (Textfig. 20*sch.*). Zu beachten ist, daß überall dort, wo die Knochenlamelle dem Knorpel nicht direkt aufliegt, die Knochenbildungszellen zwischen Knorpel und Lamelle liegen. Es zeigt sich darin eine enge Beziehung der Lamelle zum Knorpel. Da die Knochenlamelle schon bei ihrer ersten Anlage teilweise nicht direkt dem Knorpel aufliegt, nennen wir sie Epilamelle zum Unterschied der Perilamelle, aus der sie möglicherweise phylogenetisch hervorgegangen ist. Dieselbe epichondrische Bildung des Knochens kann man auch bei *Salmo* und *Lophius* feststellen. Schleip hat eine ähnliche Knochenentstehung am *auto-*

squamosum bei *Salmo* konstatiert. Auch er hält, wenn er die so entstandene Lamelle als Autolamelle bezeichnet, trotzdem an der chondralen Entstehung dieser Knochenlamelle fest. Es gibt eben alle Übergänge zwischen perichondraler und epichondraler Knochenentwicklung. Am *opistoticum* hatten wir gesehen, daß nur ein kleiner Teil der ursprünglichen Lamelle epichondrisch ausgebildet ist (Textfig. 7 *epl.*), beim *parietale* trat die epichondrische Ausbildung schon stärker hervor und beim *frontale* liegt der größte Teil der Urlamelle nicht dem Knorpel dicht auf. Dieser Abstand beträgt meist zunächst nur eine Zellage, wird aber im Laufe der Ontogenese immer breiter. Beim stärkeren Wachstum



Textfig. 21. Querschnitt durch das *frontale* eines 38 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 54.
apl. Apolamelle. *cem.* Cerebralmembran. *epk.* Epiphysalknorpel. *epl.* Epilamelle. *f.* *frontale*. *pc.* Perichondrium. *pl.* Perilamelle. *sc.* Skleralring. *sch.* Schleimkanal.

des Jungfisches geht mit der Umbildung der embryonalen Cerebralmembran in das Faserstützgewebe parallel die Umwandlung der zwischen Knorpel und Knochenlamelle liegenden Zellen in Fasergewebe. Der ursprüngliche Zusammenhang zwischen der primären Cerebralhülle, Knorpel und Knochen dokumentiert sich aber immer noch (vgl. Textfig. 21 u. 35 *f.*). Beim 38 mm langen *Cyclopterus* haben sich die *frontalia* bereits soweit ausgedehnt, daß sie sich über dem Epiphysalknorpel gegenseitig teilweise überdecken (Textfig. 21 *f.*). Zugleich hat sich am unteren Teil der *taenia postorbitalis*, wo dieselbe nicht von der ursprünglichen Epilamelle überdeckt ist, eine neue Perilamelle angelegt (Textfig. 21 *pl.*). Das

wäre also die „Autolamelle" SCHLEIPS, wie der Autor sie am *squamosum* und *dentale* von *Salmo* beschreibt. Dieses späte Auftreten einer selbständigen perichondrischen Lamelle und die epichondrale Ausbildung des größten Teiles der Urlamelle könnten dazu verleiten, für das *frontale* des *Cyclopterus* eine *Dermo-* und *Autocomponente* zu konstruieren, wenn nicht die Ontogenese der Urlamelle gegen eine dermale Ableitung derselben spräche. Wieweit man bei den *Ganoiden* berechtigt ist von *Dermo-* und *Autocomponente* zu sprechen, muß der noch ausstehenden ontogenetischen Untersuchung überlassen bleiben. In noch weit größerem Maße als das *parietale* schickt das *frontale* des *Cyclopterus* viele Apolamellen auch nach oben in das über dem Knochen sich bildende Fasergewebe; es entsteht dadurch eine rauhe, eingekerbte Oberfläche, die dem Knochen scheinbar größere Festigkeit gibt

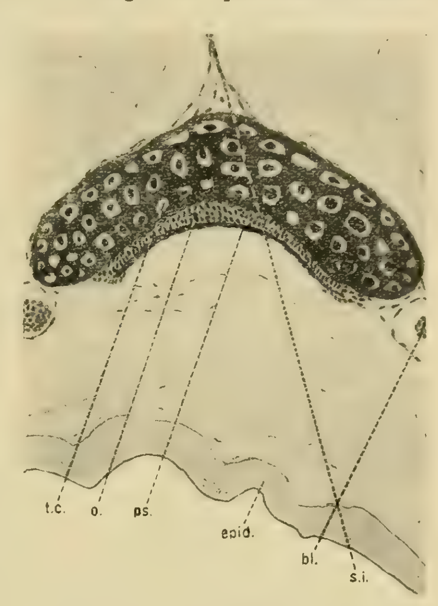


Textfig. 22. Sagittalschnitt durch das *parasphenoid* eines 5 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 97. *etk.* Ethmoidalknorpel. *p.* *parachordale.* *ps.* *parasphenoid.*

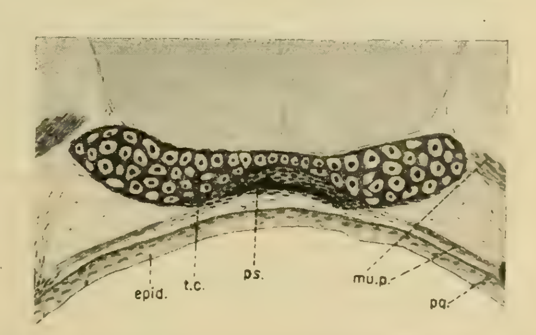
und ihm das den meisten Knochenfischen typische Aussehen verleiht.

Der Boden des prächondralen Schädels wird von zwei Knochen bedeckt, die nach der „HERTWIGschen Theorie" von Zahnsockelverschmelzungen herstammen sollen, dem *parasphenoid* und dem *vomer*. Für eine dermale Ableitung dieser Knochen finden wir aber bei *Cyclopterus* keinen Beleg. Die ersten Spuren des *parasphenoid* zeigen sich bereits im jüngsten, mir zur Verfügung stehenden Stadium, einem Embryo im Ei von 3—4 mm Länge, als Zellanhäufung in der Gegend des Hypophysenloches an den Trabekeln. Im nächsten Stadium, einem 4—5 mm langen Embryo kurz vor dem Ausschlüpfen aus dem Ei, entsteht hier die Urlamelle des *parasphenoid*. Sie liegt mehr oder weniger dicht am Knorpel und greift in die Kranialhülle des Hypophysenloches über (Textfig. 22 *ps.*), bildet sich also ähnlich wie das *parietale*. Das Verknöcherungszentrum liegt an der vorderen Vereinigung der *trabeculae* vor dem Hypophysenloch und dementsprechend später an dem hinteren Ende des basalen Ethmoidalfortsatzes (vgl. Studie I, Textfig. 10, 13 *ps.*). Die Bedeutung des

Knochens liegt zunächst darin, daß er das Hypophysenloch schließt, dann aber auch darin, daß er eine kräftige Verstärkung am Boden des *cavum cranii* darstellt. Die Anlage der primären Lamelle erfolgt demnach aus rein statischen Momenten, d. h. lediglich zum Schutze des *cerebrum*, da wo Knorpel nicht schnell genug oder gar nicht ausgebildet wird. Die Beziehung der *trabeculae* und des *parasphenoid* zur Kranialhülle ist in den Embryonal- und Jungfischstadien bei *Cyclopterus* klar (vgl. Studie I, Textfig. 4). Bei der Mehrzahl der *Teleostier*, so auch bei *Salmo*, ist sie zur Zeit der Knochenbildung durch die vordere Hebung des Gehirns und die damit verbundene Septenbildung verwischt (Textfig. 23). Bei *Siluriden* und *Ganoiden* bleibt der vordere Teil des *cerebrum* dauernd von Knorpelwänden eingeschlossen. *Cyclopterus* gibt uns zwischen beiden ein Bindeglied. Die Hebung des Gehirns schreitet hier in der Ontogenie so langsam fort, daß wir noch gut den Zusammenhang der *trabeculae* mit der Cerebralmembran



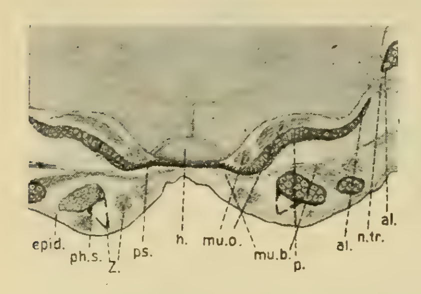
Textfig. 23. Transversalschnitt durch das vordere *parasphenoid* eines 20 mm langen Salmo. Vergr. 225.
bl. Blutgefäße. *epid.* Epidermis. *o.* Osteoblasten. *ps. parasphenoid. s.i. septum interorbitale. t.c. trabeculae communes.*



Textfig. 24. Transversalschnitt durch das vordere *parasphenoid* eines 7 mm langen *Cyclopterus.* Vergr. 225.
epid. Epidermis. *mu.p. musculus palatinus. pq.* Palatoquadratknorpel. *ps. parasphenoid. t.c. trabeculae communes.*

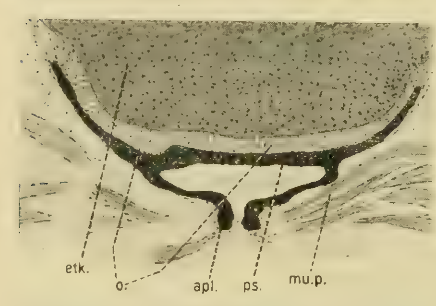
verfolgen können. Beim 7 mm langen *Cyclopterus*, der in der Gesamtausbildung des Kraniums etwa einem *Salmo f.* von 20 mm Länge entspricht, können wir noch den direkten Zusammenhang

der Trabekularplatte mit der Cerebralhülle konstatieren (Textfig. 24), während beim entsprechenden Stadium von *Salmo* nur noch durch das Septum der Zusammenhang vorhanden ist (Textfig. 23). Wie das *basisphenoid* der Fische mit Septum, ist auch das *parasphenoid* nicht nur eine Scheidenverknöcherung, sondern ein autogener Knochen der Kranialhülle, eine Autostose, wie ja



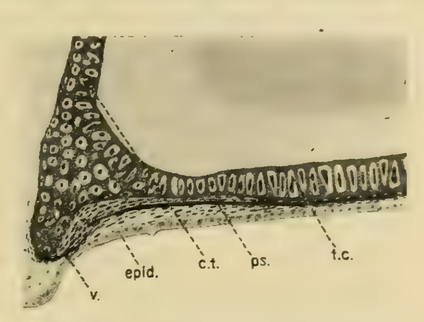
Textfig. 25. Transversalschnitt durch das hintere *parasphenoid* eines 7 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 97.
al. alisphenoid. epid. Epidermis. *h.* Hypophyse. *mu.o. musculi oculi. mu.b. musculi branchiales. n.tr. nervus trigeminus. p. parachordale. ph.s. pharyngeale superius. ps. parasphenoid. z.* Zähne.

Gaupp (5c) auch das *basisphenoid* von *Salmo* als solche auffaßt. Daß auch bei *Cyclopterus* schon die Urlamelle teilweise als Epilamelle angelegt wird, war schon angedeutet. Bei dieser epichondrischen Ausbildung der Lamelle tritt aber in der ganzen Entwicklung eine enge Beziehung des Knochens zum Knorpel durch die Lage der knochenaufbauenden Zellen zutage, so bei *Salmo* (Textfig. 23 *o*) und bei *Cyclopterus* (Textfig. 24), die auch bei der späteren Umbildung dieser embryonalen Zellen in Faserzellen bei *Cyclopterus* (Textfig. 26) nicht verloren geht. Schon beim 6 mm langen Jungfisch ist unterhalb des *cornu trabecularum* das *parasphenoid* des *Cyclopterus* epichondrisch ausgebildet (Textfig. 27 *ps.*). Weiter hinten an den Trabekeln liegt es dem Knorpel dicht an, geht dann am Hypophysenloch als Membranverknöcherung in die Cerebralmembran über (Textfig. 25 *ps.*) und zieht sich perichondral über die *parachordalia* (Textfig. 25 *p.*) hin. Später löst es sich auch an den *parachordalia* teilweise etwas vom Knorpel ab und zieht mit seinen hinteren Spitzen unter dem *basioccipitale* hin (Textfig. 3 *ps.*). Der vordere Teil des *para-*



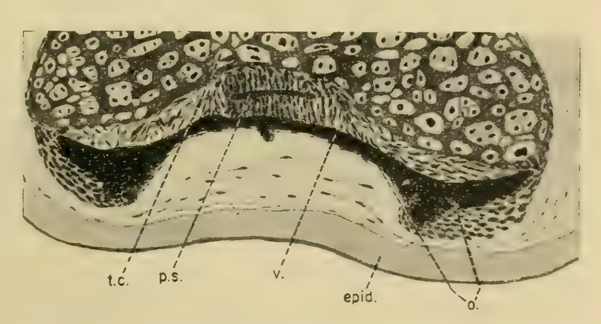
Textfig. 26. Transversalschnitt durch das *parasphenoid* eines 38 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 97.
apl. Apolamelle. *etk.* Ethmoidalknorpel. *mu.p. musculus palatinus. o.* Osteoblasten. *ps. parasphenoid.*

sphenoid entwickelt sich frühzeitig kräftig, da er als Ansatzstelle für die *musculi adductores arci palatini* und *retractores arci branchialis* dient (Textfig. 24 *ps.*), und bildet schon im Siebenmillimeterstadium Apolamellen aus, die sich sehr bald verstärken (Textfig. 26 *apl.*) und schließlich dem Knochen seine charakteristische Oberfläche geben.



Textfig. 27. Medialer Sagittalschnitt durch den Ethmoidalknorpel eines 6 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 225. *c.t. cornu trabecularum* (Präethmoidalhorn). *epid.* Epidermis. *ps. parasphenoid. t.c. trabeculae communes. v. vomer.*

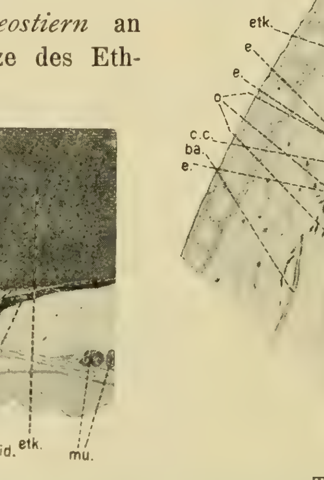
Wie das *parasphenoid*, so ist auch der *vomer* bei *Cyclopterus* nicht bezahnt. Bevor dieser Knochen erscheint, bemerkt man beim 4—5 mm langen Embryo unten an der Spitze des Ethmoidalknorpels starke Zellanhäufung vom Perichondrium aus (Textfig. 22). Beim 6 mm langen Jungfisch haben wir die erste Lamellenbildung. Die Knochenlamelle liegt vorn dem Knorpel dicht an, ist aber nach hinten von ihm abgedrängt, dort wo er vom *parasphenoid* überlagert wird (Textfig. 27 *v.*). Im Querschnitt wird der Ursprung dieses epichondralen hinteren Teiles vom Perichondrium aus klar. Wir sehen in Textfig. 28, wie von beiden Seiten die Zellen des Perichondriums in Knochenbildungszellen übergehen. Dieselben legen sich dicht aneinander, sind aber beim *vomer* noch lange einzeln zu erkennen und bilden die Masse des



Textfig. 28. Transversalschnitt durch den *vomer* eines 12 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 225. *epid.* Epidermis. *o.* Osteoblasten. *ps. parasphenoid. t.c. trabeculae communes. v. vomer.*

Knochens. Das Zellplasma unterliegt gleichzeitig einer Umwandlung, so daß es auf gewisse Farbstoffe anders reagiert als das Plasma der übrigen Zellen. (Reaktion auf elastische Scheiden, genau wie bei Chordascheide und Basalmembran, am schärfsten mit Rubinmischungen — *Ammoniumrubinpikrat* —. Näheres im

III. Teil dieser Studien.) Diese doppelseitige Ansammlung von Zellen zur Bildung des *vomer* ist schon beim 4—5 mm langen *Cyclopterus* angedeutet (Textfig. 45*o.*). Zwischen diesen paarig auftretenden Osteoblastenhaufen legt sich als unpaare Lamelle bei *Cyclopterus* der *vomer* an. Die Zuleitung von Knochenbildungszellen von beiden Seiten her ist bedingt durch das zeitige Auftreten des *parasphenoid*, das sich zwischen Ethmoidalknorpel und *vomer* einschiebt (Textfig. 27, 28, 29*ps.*). Die doppelseitige Zuführung von Osteoblasten erklärt unter diesem Gesichtspunkt vielleicht auch das zuerst paarige Auftreten des *vomer* bei *Salmo* und anderen *Teleostiern*. Das einheitliche Ossifikationszentrum liegt bei allen von mir untersuchten *Teleostiern* an der unteren Spitze des Ethmoidalknorpels.



Textfig. 29. Textfig. 30.

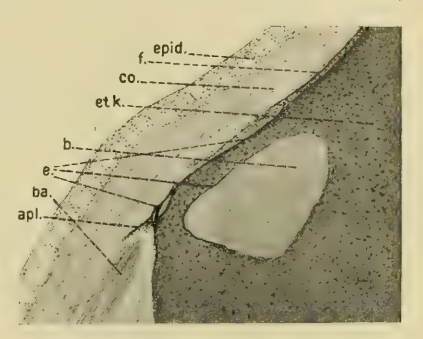
Textfig. 29. Sagittalschnitt durch den *vomer* eines 19 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 97.
apl. Apolamelle. *epid.* Epidermis. *etk.* Ethmoidalknorpel. *mu. musculi.* *o.* Osteoblasten. *ps. parasphenoid.* *v. vomer.*

Textfig. 30. Sagittalschnitt durch das *ethmoid* eines 11 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 225.
ba. Band. *c.c. cavum cranii.* *cem.* Cerebralmembran. *co. corium.* *e. ethmoid.* *epid.* Epidermis. *etk.* Ethmoidalknorpel. *o.* Osteoblasten.

Auch bei *Salmo* liegt hier der *vomer*, wie schon Schleip betont, dem Knorpel dicht auf. Hier verstärkt sich bei *Cyclopterus* der Knochen stark (Textfig. 29*v.*), von hier aus bilden sich nach hinten Lamellen, und sehr spät dringen von hier aus auch Knochenlamellen in den Knorpel ein (vgl. Studie I, Textfig. 10 u. 13). Von der Urlamelle bilden sich schon frühzeitig Apolamellen

aus zum Muskel- und Bänderansatz (Textfig. 34*v.*), die sich sehr bald kräftig entwickeln (Textfig. 24*apl.*). Die Entstehung des Knochenindividuums ist wohl vornehmlich aus rein tektonischen Gründen zu erklären. Es ist verständlich, daß diese exponierte, beim Ergreifen der Beute[1]) hart mitgenommene Ethmoidalspitze einer besonderen Befestigung bedurfte. Der Muskel- und Bänderansatz erklärt nur die spezielle architektonische Ausbildung des Knochens. Die Ontogenese bestätigt das. Die Urlamelle entsteht zur Verstärkung des Ethmoidalknorpels, ein großer Teil der Apolamellen in Beziehung zu Bändern und Muskeln.

Zu den Verknöcherungen des Ethmoidalknorpels sind außer dem vorderen Teil des *parasphenoid* und dem *vomer* das *ethmoid*, die *praefrontalia* und die *nasalia* zu rechnen. Das *ethmoidale*, vielfach auch *supraethmoidale* oder *mesethmoid* genannt, erscheint beim 11 mm langen *Cyclopterus* als perichondrale äußere und innere Lamelle (Textfig. 30*e.*) am Präethmoidalhorn kurz vor der Verschmelzung desselben mit den Parethmoidalhörnern (vgl. Studie I, Textfig. 4*c. t.*). Das Verknöcherungszentrum liegt an der Stelle, welche später die obere Kante des Ethmoidalknorpels darstellt (vgl. Textfig. 31). Von hier aus bilden sich die Apolamellen

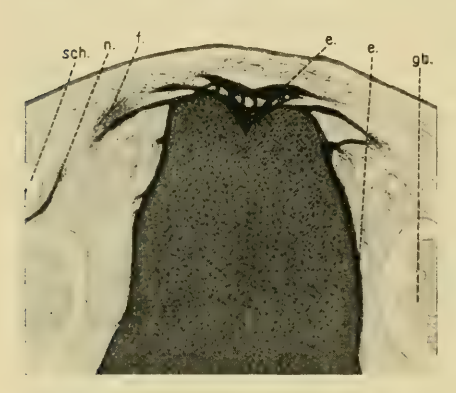


Textfig. 31. Sagittalschnitt durch das *ethmoid* eines 26 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 54.
apl. Apolamelle. *b.* Blasenknorpel. *ba.* Band. *co. corium*. *e. ethmoid*. *epid.* Epidermis. *etk.* Ethmoidalknorpel. *f. frontale*.

(Textfig. 31*apl.*). Die erste entsteht bereits im Elfmillimeterstadium dort, wo zwei starke, querverlaufende Bänder (vgl. Studie I, Taf. 16, Fig. 2) ansetzen (Textfig. 30 u. 31 *ba.*). Die Apolamellen bilden bald im Zusammenhange mit entstehenden Querleisten ein kompliziertes Kammerwerk (Textfig. 31 u. 32). Beim 38 mm langen *Cyclopterus* beginnt der Knochen bereits auch in den Knorpel einzudringen (Textfig. 32*e.*). Beim erwachsenen Tier ist das in sehr starkem Maße der Fall (vgl. Studie I, Taf. 17, Fig. 6). Hinten wird das *ethmoidale* von den *frontalia* weit überdeckt (Textfig. 31, vgl. auch

1) Direkt beteiligt ist der *vomer* an der Ergreifung und Zerkleinerung der Beute bei *Cyclopterus* nicht, aber er hat dabei den Druck eines Teiles von *intermaxillare* und *maxillare* auszuhalten.

Studie I, Taf. 16, Fig. 2 u. Taf. 17, Fig. 6). Die innere Lamelle des *ethmoidale* steht zunächst nicht im Zusammenhange mit der äußeren Lamelle (Textfig. 30 u. 31 *e*). Sie geht aus dem nach innen gelegenen Perichondrium hervor (Textfig. 30 u. 31) und bildet hier einen Knochenbelag, der den späteren Ethmoidalknorpel (Textfig. 31 *et. k.*) vom Blasenknorpel (Textfig. 31 *b.*) trennt. Erst bei stärkerem Wachstum des Jungfisches verschmelzen innere und äußere Lamelle, indem endochondrale Lamellen, besonders von außen her, den Knorpel durchdringen. Die Entstehungsursache des *ethmoidale* ist wiederum vornehmlich in rein statischen Momenten zu suchen, der Knochen hat den Zweck, die exponierte obere Kante des Kraniums zu verstärken. Daß ein Teil der Apolamellen sich zum Bänderansatz bildet, ist von untergeordneter, sekundärer Bedeutung, die mehr zur Ausgestaltung als zur Entstehung des Knochens beiträgt.

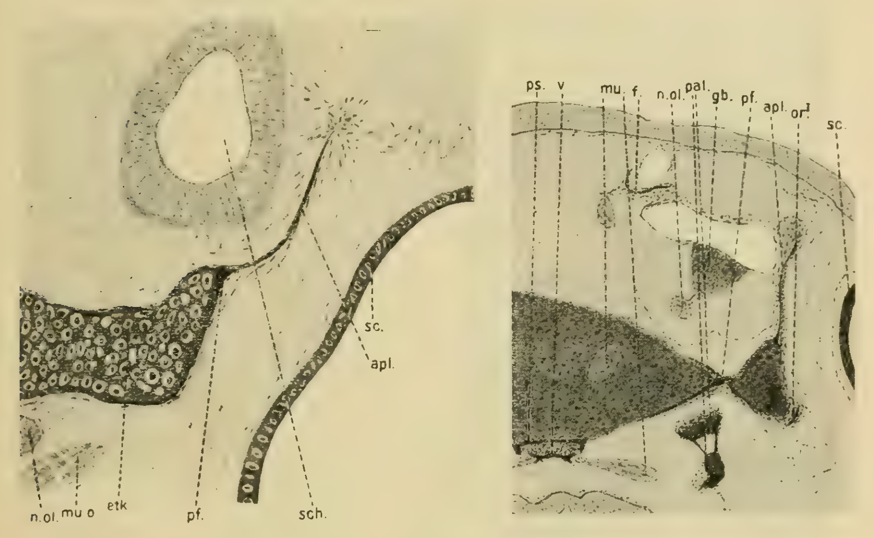


Textfig. 32. Transversalschnitt durch das *ethmoid* eines 38 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 54.
e. ethmoid. f. frontale. gb. Geruchsblase. *n. nasale. sch.* Schleimkanal.

Schleip (23) stellt das *ethmoidale*, weil es bei *Salmo* durch das Periost — das sich mit dem Perichondrium deckt — vom Knorpel getrennt ist, zu den Deckknochen. Bei *Cyclopterus* liegt eine derartige Trennung der Urlamelle vom Knorpel, die an sich kein unterscheidendes Merkmal sein darf, nicht vor. Die Lamelle liegt direkt dem Knorpel auf (Textfig. 30, 31, 32). Für eine dermale Ableitung des *ethmoidale* liegt bei *Cyclopterus* kein Grund vor.

Zu beiden Seiten des *ethmoidale* liegen die *praefrontalia*. Wie bei *Salmo* (*ethmoidalia lateralia*, Schleip) erscheinen sie bei *Cyclopterus* als perichondrale Lamellen an den Parethmoidalhörnern und den von diesen aus entstehenden *processi antorbitales*. Beim 7 mm langen Jungfisch bilden sich die ersten Lamellenanlagen an der Parethmoidalleiste in der Nähe des Olfaktoriusaustrittes und am Übergang der Parethmoidalhörner in die Antorbitalleisten, beide perichondral und durch embryonale Zellen des Perichondriums miteinander verbunden. Mit der letzteren Perilamelle tritt zugleich eine Apolamelle auf, die sich zwischen

Geruchsblase und Augenhöhle ausbreitet. Beim 11 mm langen *Cyclopterus* ist die lamellenartige Verbindung zwischen beiden Perilamellen hergestellt. Die Apolamelle, welche von der Perilamelle des *processus antorbitalis* ausgeht, zieht sich nunmehr am Schleimkanal (Textfig. 33 *sch.*) der Nasengrube entlang (Textfig. 33 *apl.*) und reicht hinten (Textfig. 34 *apl.*) bis zur Geruchsblase (Textfig. 34 *gb.*). Das Zentrum der Verknöcherung liegt am Übergang des Parethmoidalhorns in die Antorbitalleiste (Textfig. 35 *pf.*). Von diesem



Textfig. 33. Textfig. 34.

Textfig. 33. Transversalschnitt durch das vordere *praefrontale* eines 11 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 225.

apl. Apolamelle. *etk.* Ethmoidalknorpel. *mu.o. musculi obliqui oculi. n.ol. nervus olfactorius. pf. praefrontale. sc.* Skleralring. *sch.* Schleimkanal.

Textfig. 34. Transversalschnitt durch das hintere *praefrontale* eines 11 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 97.

apl. Apolamelle. *f. frontale. gb.* Geruchsblase. *mu. musculi. n.ol. nervus olfactorius. or^{I} .orbitale I. pal. palatinum. pf. praefrontale. ps. parasphenoïd. sc.* Skleralring. *v. vomer.*

Knochenkern aus entwickeln sich noch mehr Apolamellen. Der Knochen verdickt sich hier stark und verdrängt teilweise den Knorpel (Textfig. 35 *pf.*). Das *praefrontale* ist als Verstärkung des Knorpels an der Nasengrube und dem Olfaktoriusaustritt zu verstehen. Die Bedeutung der ersten Apolamelle liegt darin, daß sie eine Scheidewand zwischen Nasengrube und Augenhöhle bildet (vgl. Textfig. 33, 34, 35). Diese gleich beim ersten Auftreten des Knochens miterscheinende apochondrale Lamelle könnte man

als eine in die Tiefe gewanderte Dermalkomponente des *praefrontale* ansprechen; berechtigter scheint mir aber, schon in Rücksicht auf die rein perichondrale Entstehung desselben Knochens bei *Salmo*, dieselbe für eine von der Perilamelle herstammende Apolamelle zu halten und ihr gleichzeitiges Auftreten mit der Perilamelle für eine phylogenetische Neuerwerbung anzusehen. Damit hätten wir zugleich in dieser Apolamelle des *praefrontale* ein Bindeglied zur Erklärung des *nasale*.

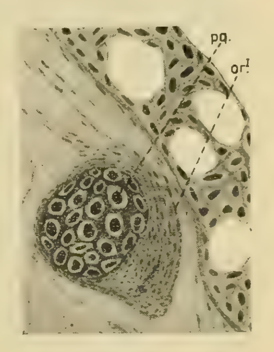
Textfig. 35. Transversalschnitt durch das mittlere *praefrontale* eines 38 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 54.
apl. Apolamelle. *etk.* Ethmoidalknorpel. *f. frontale*. *gb.* Geruchsblase. *mu. musculi*. *mu.o. musculi obliqui oculi*. *n.ol. nervus olfactorius*. *pf. praefrontale*. *sc.* Skleralring.

Die *nasalia*, auch *turbinalia* genannt, entstehen im Bindegewebe beim 11 mm langen *Cyclopterus* und umgeben die bereits in die Tiefe gerückten Schleimkanäle als dünne, scheidenartige Lamellen. Sie verlaufen von der vorderen apochondralen Lamelle des *ethmoidale* (Textfig. 31 *apl.*) aus schräg nach vorn, stehen aber mit dieser Lamelle in keiner Verbindung. Sie bleiben dauernd dünn und bilden wie bei vielen Teleostiern eine Sonderbildung zum Zwecke des Schleimkanalschutzes. Eine genetische Beziehung dieser unscheinbaren und für die Deutung des Wirbeltierschädels kaum in Betracht kommenden Knochen [1]) zu den Apolamellen des *ethmoidale* konnte ontogenetisch nicht festgestellt werden. Ob sie als selbständig gewordene Apolamellen dieses Knochens aufzufassen sind, muß dahingestellt bleiben. Immerhin spricht die Lage des Knochens

1) Das *nasale* der höheren Wirbeltiere scheint vielmehr dem *ethmoidale* oder den *praefrontalia* (vielleicht besser *parethmoidalia* genannt) zu entsprechen.

(vgl. Textfig. 32*n*.) dafür. Ebenso weisen die vergleichend anatomischen Befunde, daß diese kleinen Knochen bei den Teleostiern als selbständige Individuen bald da sind, bald fehlen, darauf hin. Jedenfalls wird ihnen kaum die Bedeutung eines integrierenden Bestandteiles des Teleostierschädels zukommen[1]). Schleimröhrenknochen finden sich verschiedentlich, so bei *Gymnotus, Mureniden, Cypriniden* über den eigentlichen Schädelknochen (vgl. GAUPP, 5c).

Bevor ich die Verknöcherungen des Neurokraniums verlasse und zu denen des Visceralskelettes übergehe, sollen noch kurz einige, für den Wirbeltierschädel weniger bedeutende, schwer ableitbare und auch in der Reihe der Knochenfische an Gestalt, Anordnung und Zahl stark wechselnde Knochen behandelt werden, die *orbitalia*. Die eigentümliche Ausbildung derselben ist bereits im Teil I dieser Studien besprochen worden (vgl. Studie I, Taf. 17, Fig. 3). Die Art der Entstehung ist recht verschieden. Das *orbitale I* bildet sich beim 6 mm langen *Cyclopterus* vorn am Palatoquadratknorpel ohne Schleimkanalbeziehung. Textfig. 36 zeigt die genetische Beziehung des Knochens zu diesem Knorpel, die man als ein Extrem der besprochenen epichondrischen Lamellenbildung auffassen kann. Die Knochenbildungszellen umgeben rings den Knorpel und haben wahrscheinlich die Lamelle von ihm abgedrängt. Weiter hinten liegt die Lamelle dem Parethmoidalhorn an. Aber hier ist eine scharfe Scheide zwischen Knochenbildungszellen des *orbitale I* und den Perichondriumzellen des Parethmoidalhorns zu bemerken, die während der ganzen Ontogenie bleibt. Es ist das ein Zeichen dafür, daß es sich hier nur um eine sekundäre Anlehnung des *orbitale I* an den Ethmoidalknorpel handelt. Noch weiter nach hinten zieht das *orbitale I*, wie auch die beiden folgenden *orbitalia II* und *III* unter dem Skleralring hin. Eine genetische Beziehung zwischen *orbitalia* und Skleralring ist nicht festzustellen. Die *orbitalia II*



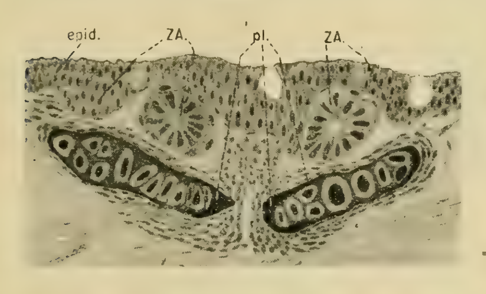
Textfig. 36. Transversalschnitt durch das *orbitale I* eines 7 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 405. *or^I orbitale I. pq.* Palatoquadratknorpel.

1) Zu beachten ist, daß die von manchen Autoren beschriebenen *nasalia* der *Teleostier* den *praefrontalia* des *Cyclopterus* homolog sind, denn die *praefontalia* des *Cyclopterus* schließen die Nasalkanäle ein, die *nasalia* dagegen die *supraorbitalen* Schleimkanäle.

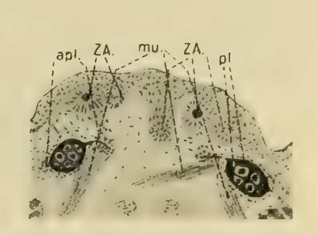
und *III* entstehen beim 6 mm langen *Cyclopterus* in einiger Entfernung von diesem Knorpelringe in dem embryonalen Bindegewebe. Ein Übergang von Perichondriumzellen in Knochenbildungszellen ist nicht zu konstatieren. Die Ontogenese des *Cyclopterus* bietet für die Ableitung der *orbitalia* vom Skleralring keinen Beleg, obwohl sie doch augenscheinlich eine Verstärkung dieses Knorpelringes darstellen. Wie weit die *orbitalia* im Dienste des Schleimkanals entstanden sind, ist zweifelhaft. Das *orbitale I* entsteht ganz unabhängig vom Schleimkanal. Derselbe beginnt erst dort, wo unterhalb des *orbitale I* das *orbitale II* anfängt. Der Schleimkanal zieht sodann über dem *orbitale III* hin bis zu der Stelle, wo dieser Knochen im stumpfen Winkel zum *praeoperculum* abbiegt (vgl. Studie I, Taf. 17, Fig. 3). Hier verläßt der Schleimkanal das *orbitale III*, wendet sich nach oben und geht über das bandartige *postorbitale* zum *sphenoticum*, über dem er sich mit dem Mandibularkanal vereinigt. Daß der Schleimkanal nicht die einzige Ursache der Bildung dieser Knochen ist, geht daraus hervor, daß das *orbitale I* und der größere Teil des *orbitale III* gar nicht vom Schleimkanal überzogen sind. Wie weit der Skleralring als Bildungsstätte der *orbitalia* in Betracht zu ziehen ist, muß ferneren Untersuchungen ontogenetischer Art überlassen bleiben. Der untere Teil des *orbitale III* und das *postorbitale* entstehen außerdem in Beziehung zu Bändern.

Am *Visceralskelett* beginnen wir mit den Verknöcherungen der Branchialknorpel. An denselben erscheint die erste Knochenbildung der *branchialia* als perichondrale Lamelle beim 6 mm langen *Cyclopterus.* Die Lamelle entsteht dort, wo eine besondere Beanspruchung des Knorpels, z. B. durch Muskelansatz (vgl. Textfig. 25 *mu. b.*) erfolgt. Nur sehr langsam breitet sie sich mehr und mehr über den ganzen Knorpel aus und bildet an den besonders beanspruchten Stellen kurze, massive Apolamellen aus. Auch beim erwachsenen *Cyclopterus* bestehen die *branchialia* lediglich in einer den Branchialknorpel nicht einmal vollständig umgebenden Hülle mit schwachen lokalen Verdickungen. Spezialerscheinungen der *branchialia* sind die bei *Cyclopterus* bezahnten *pharyngalea inferioria* und *superioria.* Beim 5 mm langen *Cyclopterus* ist das *pharyngale inferius* noch nicht angelegt, während die Zahnanlage bereits da ist. Es ist der Knorpel (des *ceratobranchiale* des 5. Kiemenbogens) lediglich ringsum von einer dichten Zellschicht umgeben. Erst im Sechsmillimeterstadium sehen wir die erste Anlage der perichondral

erscheinenden Knochenlamelle, die sich besonders dick nach der inneren Knorpelspitze ausbildet (Textfig. 37 *pl.*). Als Ansatzfläche für Muskeln bildet sich hier bereits im nächsten Stadium von 7 mm eine Apolamelle von der perichondralen Urlamelle aus (Textfig. 38). Letztere umgibt nunmehr den ganzen Knorpel (Textfig. 38 *pl.*) und bildet auch nach außen kleine Apolamellen



Textfig. 37.



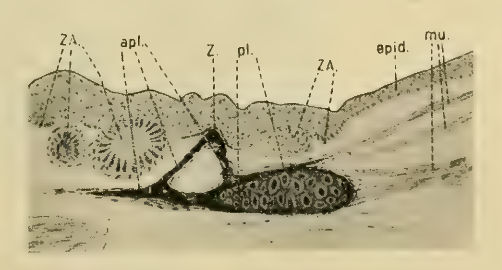
Textfig. 38.

Textfig. 37. Transversalschnitt durch die *pharyngalea inferiora* eines 6 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 515.
epid. Epidermis. *pl.* Perilamelle. *za.* Zahnanlage.

Textfig. 38. Transversalschnitt durch die *pharyngalea inferiora* eines 7 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 225.
apl. Apolamelle. *mu. musculi.* *pl.* Perilamelle. *za.* Zahnanlage.

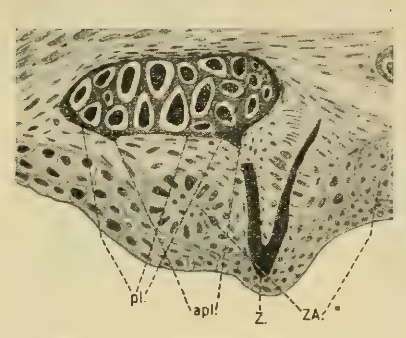
aus (Textfig. 38 *apl.*). Von den primären Apolamellen bilden sich sekundäre Apolamellen aus, welche zur Stütze der Zähne dienen (Textfig. 39). Wir sehen in diesem Elfmillimeterstadium, welches die Beziehung zwischen Zahn und Apolamellen des Zahnknochens in einfacher Form zeigt, daß die Apolamellen zugleich dem Mu-kelansatz und der Zahnstütze dienen (Textfig. 39 *z.* u. *mu.*). Genau wie

Textfig. 39. Sagittalschnitt durch das *pharyngale inferius* eines 11 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 225.
apl. Apolamelle. *epid.* Epidermis. *mu. musculi.* *pl.* Perilamelle. *z.* Zahn. *za.* Zahnanlage.

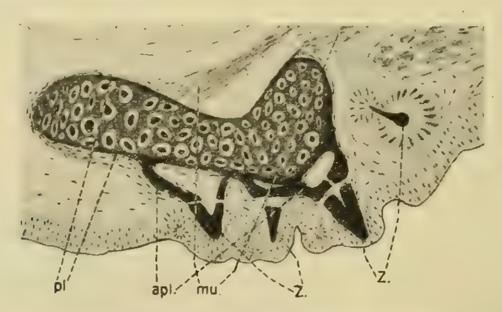


das *pharyngale inferius* legt sich das *pharyngale superius* an. Während beim 5 mm langen *Cyclopterus* die Zähne bereits angelegt sind, ist der zahntragende Knochen noch nicht vorhanden, aber seine Bildung durch Zellvermehrung rings um den Epibranchialknorpel des 2. Kiemenbogens eingeleitet. Im Sechsmillimeterstadium erscheint die perichondrale Lamelle, und zwar

wieder vornehmlich nach innen zu ausgebildet. Die Lamelle umschließt den Knorpel nicht überall in gleicher Stärke, sondern ist besonders kräftig ausgebildet, wo sie besonders beansprucht wird (Textfig. 40 *pl.*). Es zeigt sich damit schon in diesem Stadium die erste Andeutung der Apolamellenbildung als Knochenverdickung (Textfig. 40 *apl.*). Die zum Muskelansatz und zur Zahnunterlage gebildeten Apolamellen verstärken sich schnell und zeigen bereits beim 11 mm langen *Cyclopterus* das typische Aussehen eines Zahnknochens (Textfig. 41 *apl.*). Bei den oberen und unteren Schlundknochen kommt es später durch komplizierte Ausbildung von Apolamellen unter Entstehung von Querleisten zu jener für die meisten Knochen des *Cyclopterus* typischen, kammerartigen Knochengestaltung. Die bezahnten Schlundknochen unterscheiden sich dadurch von den übrigen Branchialknochen. Sie entstehen aber perichondral wie diese. Ihre Verschiedenheit besteht lediglich darin, daß sie in Anpassung ihrer Funktion als Unterlage für Zähne besonders viele



Textfig. 40. Sagittalschnitt durch das *pharyngale superius* eines 6 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 515.
apl. Apolamelle. *pl.* Perilamelle.
z. Zahn. *za.* Zahnanlage.



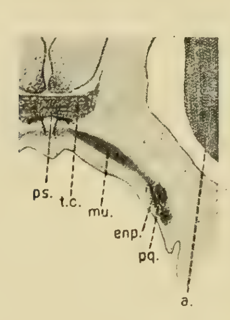
Textfig. 41. Sagittalschnitt durch das *pharyngale superius* eines 6 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 225.
apl. Apolamelle. *pl.* Perilamelle. *mu.* *musculi*. *Z.* Zähne.

und starke Apolamellen ausbilden. Was Schmidt (25) Befestigungsknochen nennt, ist nur eine intensive Apolamellenbildung von der perichondralen Urlamelle aus, also kein von dieser selbständig auftretendes Gebilde oder gar Zahnsockelverschmelzung, demnach alles andere als ein Beleg der Hertwigschen Theorie.

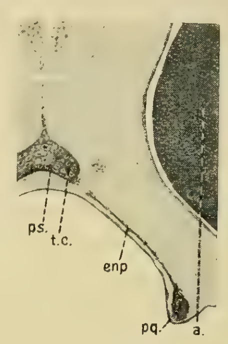
Die Verknöcherungen des Hyoidbogens entstehen etwas früher als die der Branchialbogen. Sie erscheinen, wie bei *Salmo*, durchweg als perichondrale Lamellen beim 4—5 mm langen *Cyclopterus*, und zwar das *urohyale* am unpaaren, knorpeligen Mittelstück des Zungenbeinbogens, der ersten *copula*, je zwei *basihyalia* an den sich daran anschließenden Knorpelstücken, das *ceratohyale* und das kleine *epihyale* an den sogenannten Keratohyalknorpel und das *stylohyale* an dem obersten, kleinen Hyalknorpel. Das *urohyale* sendet sehr bald eine starke Apolamelle nach unten zum Muskelansatz. Diese Lamelle bildet sich so kräftig aus, daß der Knochen des erwachsenen Tieres nicht mehr das Aussehen eines Knorpelknochens hat, jedoch ist der Knorpel auch dann noch im *urohyale* zu konstatieren. Das *hyomandibulare* entsteht beim 7 mm langen Jungfisch als perichondrale Lamelle am Hyomandibularknorpel. Es entwickelt sehr bald starke Apolamellen. Das *hyomandibulare* dient der Befestigung des Hyalbogens am Schädel und der Verbindung desselben mittels des *symplecticum* zum Kieferbogen. Seine Bedeutung als Gelenkansatz und die damit verbundenen Muskelansatzstellen bedingen eine entsprechende Bildung von Apolamellen und geben dem Knochen seine bekannte, typische Gestalt (vgl. Studie I, Taf. 17, Fig. 3), die wir mehr oder weniger bei allen Teleostiern übereinstimmend finden. Am vorderen Fortsatze des Hyomandibularknorpels entsteht gleichzeitig mit dem *hyomandibulare* das *symplecticum* perichondral am Übergang zum Kieferbogen. Bei allen diesen Verknöcherungen zeigt der Knorpel durch die Entwicklung bis zum erwachsenen Tier kräftiges Wachstum und überwiegt — das *urohyale* ausgenommen — an Menge den Knochen. Die Knochenlamellen dringen nur wenig in den Knorpel ein, bilden aber überall Apolamellen, wo sie besonders beansprucht werden, so vornehmlich das *hyomandibulare*. Ganz anders verhalten sich die *radii branchiostegi* und die *opercula*, die als modifizierte *radii* aufgefaßt werden können. Hier entwickeln sich aus den Anhäufungen jener embryonalen Zellen, die sowohl Vorknorpel als auch Knochenbildungszellen darstellen, nicht oder nicht mehr Knorpelspangen, wie zeitlebens bei den *Selachiern*, sondern direkt Knochen. Die *radii* und *opercula* entstehen bereits beim 4—5 mm langen *Cyclopterus* auf diese Weise. Während sich die *radii* als einfache Knochenspangen entwickeln, erleiden die *opercula* starke Abänderungen, die bei den verschiedenen Fischen sehr mannigfaltiger Art sind. Bei *Cyclopterus* bildet

sich das *operculum* plattenartig aus, das *suboperculum* und *interoperculum* schmal und teilweise bandartig, das *praeoperculum* etwas breiter (vgl. Studie I, Taf. 17, Fig. 3). Ihre Gestaltung erklärt sich aus der Funktion[1]), die sie übernommen haben, als Scheiden und Bandverstärkung vornehmlich zum Schutze der Kiemenöffnung und beim *praeoperculum* auch zum Schutze des über dasselbe zum *hyomandibulare* ziehenden Mandibularschleimkanals.

Als erste Verknöcherung des Mandibularbogens entsteht da, wo der große Palatoquadratknorpel dem Ethmoidalknorpel anliegt, beim 7 mm langen *Cyclopterus* das *palatinum* als peri-



Textfig. 42.



Textfig. 43.

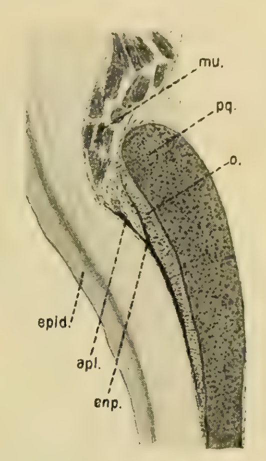
Textfig. 42. Transversalschnitt durch das *entopterygoid* eines 11 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 54.
a. Auge. *enp. entopterygoid. mu. musculus palatinus. pq.* Palatoquadratknorpel. *ps. parasphenoid. t.c. trabeculae communes.*

Textfig. 43. Transversalschnitt durch das *entopterygoid* eines 18 mm langen *Salmo*. Vergr. 54.
a. Auge. *entopterygoid. pq.* Palatoquadratknorpel. *ps. parasphenoid. t.c. trabeculae communes.*

chondrale Lamelle. Später bilden sich von dieser starke Apolamellen zum Bänderansatz aus. Eine etwa als *dermopalatinum* zu deutende, selbständig auftretende Lamelle ist bei *Cyclopterus* nicht vorhanden. An der oberen Kante des Palatoquadratknorpels entsteht beim 11 mm langen *Cyclopterus* das *entopterygoid* da, wo der *musculus palatoquadratus* (Textfig. 42 *m.p.*) vom *parasphenoid* (Textfig. 42 *ps.*) zum Palatoquadratknorpel (Textfig. 42 *pg.*) zieht. Bei *Salmo* ist dieser Muskel zum größten Teil

1) Sie fungieren als Kiemendeckel, daher die plattenartige Ausbildung aller *opercula* bei den meisten Fischen. *Cyclopterus* gibt wahrscheinlich dazu ein Zwischenstadium.

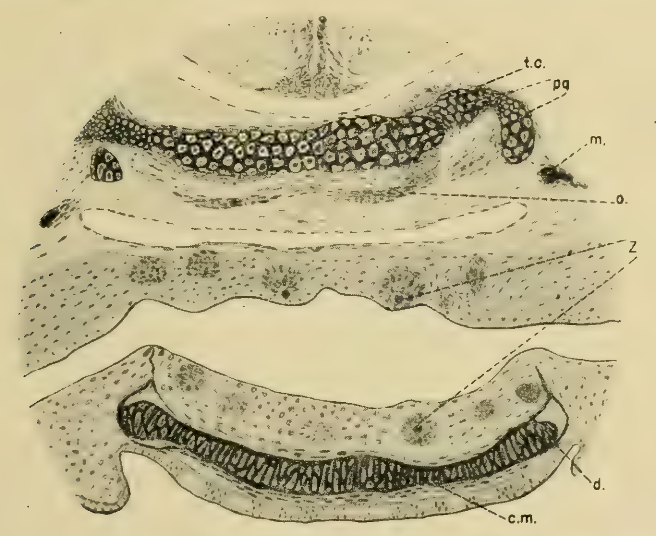
schon frühzeitig durch ein flächenartig ausgebreitetes Band ersetzt, das zeitig vom Palatoquadratknorpel aus als *entopterygoid* verknöchert (Textfig. 43 *enp.*). Bei *Cyclopterus* bilden sich später von der dem Palatoquadratknorpel (Textfig. 44 *pq.*) typisch epichondrisch aufliegenden Urlamelle (Textfig. 44 *enp.*) zum Muskelansatz (Textfig. 44 *mu.*) Apolamellen aus (Textfig. 44 *apl.*). Wie das *entopterygoid*, entsteht beim 11 mm langen *Cyclopterus* als epichondrale Lamelle am Vorderende des Palatoquadratknorpels unterhalb des *palatinum* das *pterygoid*. Das Auftreten dieser beiden, bei *Cyclopterus* epichondrisch entstehenden *pterygoidea* ist bei den *Teleostiern* sehr unregelmäßig. Als integrierende Bestandteile des Teleostierschädels dürfen diese auf Muskel- und Bandansatz zurückzuführenden Epilamellen kaum betrachtet werden, da sie mit dem *palatinum* häufig zu einem Knochenindividuum verbunden sind. Bei *Cyclopterus* bleiben sie zwar selbstständig, aber das *pterygoid* ist beim erwachsenen Tier auch nur schwer als selbständiger Knochen zu erkennen. Vielleicht ist ihr selbständiges Erscheinen und ihre Bildung als Epilamelle eine phylogenetische Neuerscheinung. Das perichondral entstehende *metapterygoid* bewahrt dagegen seine Selbständigkeit. Es erscheint beim 11 mm langen *Cyclopterus* als dünne Perilamelle an der dem *hyomandibulare* zugewandten Kante des Palatoquadratknorpels. Von der Urlamelle aus entwickeln sich zwei starke Apolamellen, die sich wie bandardige Verknöcherungen zum *hyomandibulare* hinziehen. Gegenüber vom *metapterygoid* entsteht am Gelenk des Palatoquadratknorpel mit dem unteren Kieferbogen das *quadratum* als perichondrale Lamelle beim 7 mm langen *Cyclopterus*. Die Urlamelle verdickt sich sehr bald stark und sendet überallhin starke Apolamellen aus, die sich wiederum verzweigen und kammerartig verschmelzen. Die starke Ausbildung des Knochens ist aus seiner Lage am Gelenk des Kieferbogens erklärlich. In den Knorpel dringen die Verknöcherungen des Palatoquadratknorpels, abgesehen vom *palatinum*, so



Textfig. 44. Transversalschnitt durch das *entopterygoid* eines 38 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 97. *apl.* Apolamelle. *enp.* entopterygoid. *epid.* Epidermis. *mu.* musculus palatinus. *pq.* Palatoquadratknorpel. *o.* Osteoblasten.

gut wie gar nicht ein. An dem zweiten, unteren Knorpelstück des Mandibularbogens, dem Meckelschen Knorpel, entstehen drei Knochen, das *angulare* am *processus retroarticularis*, das *articulare* am Gelenk und das *dentale* an der vorderen Spitze des Knorpels. Das *angulare* entsteht beim 6—7 mm langen *Cyclopterus* rein perichondral. Von der perichondralen Urlamelle aus bilden sich zeitig Apolamellen zum Muskelansatz, wie überhaupt der Knochen vornehmlich dem Ansatz der Kiefermuskulatur seine Entstehung verdankt. Das *articulare* erscheint beim eben ausgeschlüpften, 5 mm langen Jungfisch. Es liegt beim Entstehen zu einem großen Teile perichondral dem Knorpel auf, ist aber nach vorn und unten vom Knorpel abgeschoben und zeigt dort also epichondrische Ausbildung. Das Verknöcherungszentrum liegt in der Nähe des Gelenkes. Hier liegt die Urlamelle dem Knorpel rein perichondrisch auf. Von hier aus erfolgt in den nächsten Stadien eine intensive Apolamellenbildung, die schließlich zu einem komplizierten, kammerartigen Knochenbau führt. Diese kräftige Verstärkung des Meckelschen Knorpels am Gelenk ist aus statischen Momenten erklärlich. Zugleich entwickeln sich die Apolamellen des *articulare* im Dienste des Muskel- und Bänderansatzes und des Schleimkanalschutzes. Ein Teil der Lamellen hüllt den vom *dentale* kommenden Mandibularschleimkanal ein. Das *dentale* entsteht früher als die beiden eben behandelten anderen Knochen des unteren Kieferbogens. Es ist bereits vorhanden im ersten, mir zur Verfügung stehenden Stadium, einem 3—4 mm langen Embryo im Ei. Wie bei *Salmo* liegt das *dentale* in diesem Stadium vorn dem Knorpel perichondral auf, während es weiter hinten mehr epichondral ausgebildet ist. Auch sind in diesem Stadium bereits Apolamellen angelegt (Textfig. 45*d*.). Die Hauptmasse des Knochens liegt aber noch an der den Zähnen abgewandten Unterseite des Knorpels. Unter dem epichondrisch ausgebildeten Teile der Urlamelle legt sich zunächst keine neue perichondrale Lamelle an, wie es bei *Salmo* geschieht. Im Laufe der Entwicklung wird die Urlamelle, deren Verknöcherungszentrum an der Vorderspitze des Meckelschen Knorpels liegt, immer mehr vom Knorpel abgedrängt. Beim 300 mm langen, ziemlich erwachsenen Tier ist das *dentale* fast ganz vom Knorpel abgedrängt; vorn hat sich vom Knochenzentrum aus eine neue Perilamelle gebildet. Unter dem größten Teil des *dentale* zieht aber nunmehr das *articulare* am Knorpel lang und trennt dort das *dentale* vom Knorpel. Das zahntragende *dentale* entsteht vor-

nehmlich als Verstärkung des Knorpels an dem bezahnten, beim Ergreifen und Zerkleinern der Beute stark beanspruchten Teile des Kieferbogens. Wenn wir annehmen, daß die Zahnbildung die primäre, die Knochenbildung die sekundäre Erscheinung bei Knochenfischen ist, so wären die Zahnanlagen die Ursache für die Entstehung des Knochens, wenn nicht, so doch wenigstens die eines großen Teiles der Apolamellenbildung. Die Apolamellen stehen außerdem beim *dentale* im Dienste des Muskel- und Bandansatzes und des Schleimkanalschutzes. Der Knochen bildet sich im Gegensatz zu den meisten anderen Knochen des *Cyclopterus* ausnahmsweise



Textfig. 45. Querschnitt durch den Rachen eines 4 mm langen *Cyclopterus*. Vergr. 225.
c.m. *cartilago Meckeli*. *d.* *dentale*. *m.* *maxillare*. *o.* Osteoblasten des *vomer*. *pq.* Palatoquadratknorpel. *t.c.* *trabeculae communes*.

fest und massiv aus, indem das vorn liegende Zentrum der Verknöcherung und die davon ausgehende Urlamelle sich kräftig verdicken und die von dort aus entstehenden Apolamellen ein sehr dichtes Flechtwerk erzeugen.

Noch weitergehende Umbildung als beim *dentale* finden wir bei den Verknöcherungen des Prämaxillarbogens oder — wenn man einen solchen selbständigen Visceralbogen nicht für genügend erwiesen hält — der Lippenknorpel. Jedenfalls haben der Intermaxillar- und der Maxillarknorpel in der Ontogenese sehr ihre Bedeutung als selbständige Visceralknorpel verloren. Die an ihnen ursprünglich entstandenen Knochen treten an ihre Stelle

schon beim Beginn der Ontogenese, d. h. übereilen den Knorpel in der Entwicklung (*intermaxillare* des *Cyclopterus)*, verdrängen den Knorpel entweder teilweise und zeitweise (Maxillarknorpel bei *Amia,* Intermaxillarknorpel bei *Salmo, Lophius* und *Cyclopterus*) oder ganz (Maxillarknorpel bei den untersuchten *Cyclopterus, Lophius* und *Salmo* und wahrscheinlich bei den meisten *Teleostiern*), so daß nur noch Vorknorpel vorübergehend ausgebildet wird. Wie die *radii* entstehen *intermaxillare* und *maxillare* in und aus einer Anhäufung von embryonalen Zellen, die sowohl Vorknorpel als auch Knochenbildungszellen darstellen. Beim jüngsten vorhandenen Stadium, einem 3—4 mm langen Embryo im Ei, sind die vertikalen Äste der *intermaxillaria* bereits vorhanden, während die horizontalen Äste erst eben angedeutet sind. Die Horizontaläste liegen in diesem Stadium als kurze Vorsprünge am Fuße der vertikalen Äste und überziehen noch nicht die Reihe der bereits angelegten Zähne. Das ist erst beim 5 mm langen *Cyclopterus* der Fall. Bei den eben ausgeschlüpften 4—5 mm langen Embryonen beginnen die Vorknorpelzellen Chondrin zu liefern; es entsteht der Intermaxillarknorpel, der sich an den Vertikalästen bis zu den Horizontalästen hinunterzieht. In den folgenden Stadien entwickelt sich der Intermaxillarknorpel besonders am oberen Ende der sich als massive Stangen herausbildenden Vertikaläste und liefert hier ein Polster für die *intermaxillaria* vor dem *ethmoid.* Auch bei *Salmo* bildet sich erst Vorknorpel, dann aus ihm die *intermaxillaria*, danach der Intermaxillarknorpel (vgl. auch Schleip, 23). Während am *intermaxillare* der Knochen den Knorpel in der Entwicklung nur überholt, dann aber der Knorpel doch noch selbst erscheint, kommt es bei den *maxillaria* gar nicht mehr zur Knorpelbildung. Wie bei *Lophius* und *Salmo* wird ein Maxillarknorpel bei *Cyclopterus* nicht (oder nicht mehr) ausgebildet, sondern erscheint nur vorübergehend als Vorknorpel. Die *maxillaria* sind beim 3—4 mm langen Embryo, der noch nicht ausgeschlüpft ist, bereits als Bälkchen in der beschriebenen embryonalen Zellanhäufung angelegt. In dieser entwickelt sich das unbezahnte *maxillare* zu einer kräftigen Spange, die sich immer mehr an den Palatoquadratknorpel anlehnt. Aber diese Anlehnung ist nur eine sekundäre. Es liegt keine epichondrische Beziehung zwischen Intermaxillarknochen und Palatoquadratknorpel vor. Scharf sind die Osteoblasten von den Perichondriumzellen des Knorpels abgegrenzt. In der Wirbeltierreihe wird die Anlehnung des *maxillare* an die Verknöcherungen des Palatoquadrat-

knorpels eine immer innigere, je mehr der Knorpel durch Knochen ersetzt wird. Ob *intermaxillare* und *maxillare* als Deckknochen an den Lippenknorpeln aufzufassen sind (vgl. GAUPP, 5c) oder ob sie Ersatzknochen des Vorkieferbogens sind, ist schwer zu entscheiden. Gegen die Herleitung des *intermaxillare* aus Zahnsockelverschmelzung spricht die *Ontogenese* dieses Knochens bei *Cyclopterus* und vornehmlich die Tatsache, daß die vertikalen Äste dieser Knochen vor den zahntragenden Horizontalästen da sind, und daß die horizontalen Äste von den Vertikalästen aus entstehen.

Ergebnisse.

I. Grundlage der ersten Knochenbildung ist am Neurokranium die membranöse oder knorpelige Hülle des Zentralnervensystems, am Visceralkranium die vorknorpelige oder knorpelige Anlage der Visceralbogen.

a) Die überwiegende Mehrzahl der Knochen des Cyclopterusschädels entsteht aus embryonalen Zellen des Perichondriums am Knorpelkranium.

Die Lamellen liegen bei ihrem Erscheinen zumeist dem Knorpel dicht auf (perichondral, Perilamellen), seltener sind sie teilweise oder ganz durch die vom Perichondrium stammenden Osteoblasten vom Knorpel abgedrängt (epichondral, Epilamellen), zeigen aber noch immer die innigste Beziehung zum Knorpel.

b) Zweitens entwickeln sich Knochen an Übergangsstellen des Knorpels in die Kranialmembran aus embryonalen Zellen der knorpeligen und membranösen Kranialhülle.

c) Drittens bilden sich Knochen aus den embryonalen Zellen des sogenannten Vorknorpels an Teilen des Visceralkraniums, welche nicht, nicht mehr oder erst später knorpelig angelegt werden.

Von diesen (nach a, b und c entstehenden) primären Lamellen bilden sich sekundäre Leisten (Apolamellen) aus, welche entweder in das über dem Knorpel liegende Bindegewebe (apochondral) oder — weniger zahlreich und spät — in den Knorpel (endochondral) eindringen, soweit dieser den Knochen als Grundlage dient.

II. Knochenlamellen entstehen (wie der Knorpel) zur Verstärkung der Hülle des Zentralnervensystems und der Visceralbogen überall dort, wo eine besondere Beanspruchung vorliegt, so vornehmlich

a) an den ihrer Lage nach besonders exponierten Partien des Kraniums,
b) an Gelenken,
c) an Muskel- und Bandinsertionen,
d) an den zur Ergreifung und Zerkleinerung der Nahrung dienenden und darum oft bezahnten Stellen,
e) an Nervenaustritten des Neurokraniums.

Sekundär ist die Ausbildung von Knochenlamellen zum Schutze der Schleimkanäle.

III. Die Entstehung und Lokalisierung bestimmter Knochenindividuen ist abhängig von der Ausbildung des Primordialkraniums zur Zeit der Knochenentwicklung.

ad I.

Da das Primordialkranium des *Cyclopterus* sich in einem für *Teleostier* außergewöhnlich vollkommenem Maße entwickelt, ist es erklärlich, daß sich die meisten Knochen am Knorpel bilden. *Basioccipitale, epioticum, alisphenoid, exoccipitale, ethmoidale, branchialia* nebst den bezahnten *pharyngalea, hyalia, hyomandibulare, symplecticum, palatinum, metapterygoid, quadratum, angulare* entstehen rein perichondral. Beim *opistoticum, squamosum, parietale, parasphenoid, vomer articulare, dentale* ist ein Teil der Urlamelle epichondral ausgebildet, d. h. ein Teil der Lamelle liegt nicht mehr dicht dem Knorpel auf, zeigt aber noch die innigste Beziehung zum Knorpel. Beim *supraoccipitale* besteht die Urlamelle aus einem perichondralen Belag der inneren und äußeren Wandung des *tectum synoticum,* der sich nach vorn in die Kranialmembran fortsetzt. Beim *parietale* und *parasphenoid* liegt die teils perichondrisch, teils epichondrisch sich bildende Urlamelle zugleich auch der Kranialmembran auf. Beim *frontale* entsteht die Urlamelle gleichzeitig epichondrisch und in der Kranialmembran. Beim *praefrontale* entsteht die Urlamelle perichondrisch mit einer Apolamelle, beim *dentale* peri- und epichondrisch mit einer Apolamelle am perichondralen Teil, beim *orbitale I* epichondrisch und achondrisch, d. h. als epichondrale Lamelle, die sich immer weiter vom Knorpel entfernt, so daß am hinteren Teil der Lamelle keine Beziehung durch die Knochenbildungszellen zum Perichondrium mehr besteht.

Die bereits in der Urlamellenbildung vorhandenen Übergänge von perichondraler zu epichondraler, membranöser und apochondraler Knochenentstehung weisen darauf hin, daß zwischen

diesen Formen der Knochenbildung kein tieferer genetischer Unterschied besteht.

Daß die Entstehung von Apolamellen eine sekundäre, von den Urlamellen ausgehende Bildungsweise ist, zeigt uns — abgesehen von dem im Zusammenhange mit peri- und epichondralen Lamellen des *praefrontale* und *dentale* erscheinenden primären Auftreten — die Ontogenese aller Knochen. Man wird daher annehmen dürfen, daß es sich bei den schon an der Urlamelle auftretenden Apolamellen dieser Knochen um eine phylogenetisch erworbene Neuerscheinung handelt.

Eine gewisse Abdrängung von Knochenlamellen vom Knorpel sowie eine weitere Ausdehnung chondraler Knochenlamellen auf die Kranialmembran können wir zwar auch in der Ontogenese verfolgen, aber beides ist immer schon in der Urlamelle angelegt. Immerhin — eine scharfe genetische Scheide läßt sich zwischen perichondraler und epichondraler sowie zwischen chondraler und membranöser Knochenentstehung nicht ziehen. Das zeigen gerade die Übergänge der Knochenbildung bei der Entstehung der Urlamelle. Liegt der Zusammenhang zwischen Urlamelle und Apolamelle darin, daß diese aus jener ontogenetisch und wohl auch phylogenetisch hervorgeht, so haben wir bei der chondralen Knochenbildung genau dasselbe Verhältnis: Die epichondrale Knochenbildung geht aus der perichondralen hervor. Der Zusammenhang zwischen chondraler und (kranial)-membranöser Knochenbildung beruht in der Gleichwertigkeit der knorpeligen und der membranösen Hülle des Kraniums als Mutterboden für Knochenbildung: Die Urlamellen entstehen aus embryonalen Zellen sowohl des Perichondriums als auch der Kranialmembran. Damit soll lediglich gesagt sein, daß sich an den knorpelig oder membranös ausgebildeten Partien des Primordialkraniums embryonale Zellen befinden, welche das Vermögen haben, Knochen zu bilden. Die Frage, woher phylogenetisch diese Formelemente des Knochens stammen (vgl. GEGENBAUR, 6f.) und ob lediglich Zellen der ursprünglichen Kranialmembran, die in das Perichondrium übergeht (vgl. z. B. Textfig. 16 u. 17 *cem.*), als Knochenbildner in Frage kommen, soll damit nicht beantwortet, sondern offen gelassen werden. Andererseits muß aber darauf hingewiesen werden, daß bei allen diesen Knochen eine innige Beziehung zur Kranialmembran und dem Perichondrium durch die ganze Ontogenese zu konstatieren ist.

Bei der perichondrischen Knochenbildung liegt die Knochen-

lamelle dem Knorpel dicht auf (z. B. Textfig. 30*e*.). Eine schmale Zellschicht zwischen Knorpel und Knochen ist nur schwer oder gar nicht zu konstatieren. Die Verknöcherung wird gewöhnlich eingeleitet durch eine Vermehrung der Zellen an der Oberfläche des Knorpels (z. B. Textfig. 11*o*.). Aus diesen Zellanhäufungen bilden sich die Knochenlamellen (z. B. Textfig. 37*pl*.). Da die Perilamellen dem Knorpel dicht aufliegen, ist nur ein einseitiges Wachstum derselben von außen möglich (vgl. Textfig. 37*pl*.). Diese einseitige Wachstumsmöglichkeit hat bei der Notwendigkeit schnellen Aufbaues starker Verknöcherungen große Nachteile. Sie findet sich daher zur Verstärkung des Knorpels meist nur dort, wo keine besondere lokale Beanspruchung desselben durch Druck oder Zug vorliegt. An den besonders belasteten Stellen finden wir entweder eine frühzeitige starke Apolamellenbildung von der Urlamelle aus (z. B. Textfig. 5, 14, 39*apl*.), oder wir sehen, daß die Perilamelle gleich in ihrer Anlage etwas vom Knorpel abgeschoben wird. Die Urlamelle erscheint dann teilweise oder ganz epichondral (z. B. Textfig. 6, 29, 44, 36). Beide Prozesse geben den Knochenbildungszellen die Möglichkeit, Knochenlamellen von beiden Seiten aus aufbauen zu können. Bei der Abdrängung der Knochenlamelle vom Knorpel sind alle Übergänge von perichondraler Knochenbildung bis zur extremsten epichondralen (vgl. Textfig. 36) zu konstatieren. Liegt nur eine sehr dünne Zellage zwischen Knorpel und Knochenlamelle, so tritt auch Schleip (23, S. 30 — am *autosquamosum*) für die chondrale Ableitung der Lamelle ein, dagegen rechnet er *parietale* und *ethmoid* zu den Deckknochen, weil eine Zelllage — das wäre also das Perichondrium oder das Periost — die Lamelle vom Knorpel trennt (23, S. 16 u. 17). Ob mehr oder weniger oder gar keine Zellen zwischen Knochen und Knorpel liegen, wird schwerlich ein genügender Beweis dafür sein können, daß die Knochen von heterogenen Bildungsstätten stammen. Sehr schwierig wird sich diese Trennung in Deck- und Ersatzknochen bei denjenigen Knochen durchführen lassen, deren Urlamelle teils dicht dem Knorpel aufliegt und teils vom Knorpel abgedrängt ist. Einige dieser Knochen haben denn auch die verschiedenste Ableitung erfahren. So sind *opistoticum* und *sphenoticum* bald zu den Deck-, bald zu den Ersatzknochen gestellt worden. Andere von ihnen hat man nach der Zusammensetzung aus verschiedenen Lamellen als Mischknochen bezeichnet (*squamosum*, *articulare*, *dentale*) und an den Knochen einen

chondralen und dermalen Teil unterschieden (so auch SCHLEIP, 23). Auf Grund vergleichend anatomischer Studien hat schon SAGEMEHL (22) auf das verschiedenartige Verhalten homologer Knochen bei verschiedenen Fischen (z. B. des *opistoticum* bei *Amia* und *Cypriniden*) aufmerksam gemacht und daraus gefolgert, daß Primordialknochen den Charakter von Deckknochen und Deckknochen den Charakter von Primordialknochen annehmen können. Diesem Versuch, die gegebenen Tatsachen der scharfen Scheidung in Deck- und Ersatzknochen anzupassen, ist auch WALTHER (31) gefolgt, indem er das perichondrale Auftreten sogenannter typischer Deckknochen als sekundär erworben bezeichnet. Wenn wir von diesen Kompromissen absehen, so bleibt die auf ontogenetische Tatsachen sich stützende Mischknochentheorie als Stütze der zwiefachen Ableitung der Teleostierknochen. Wie die Befunde gezeigt haben, liegt ein Zusammenwachsen von verschiedenen Komponenten dermaler und chondraler Herkunft bei *Cyclopterus* nicht vor. Andererseits wird es schwer sein, auf Grund der Mischknochentheorie die einheitliche Anlage der Urlamelle „am Knorpel und zugleich vom Knorpel abgedrängt" zu erklären. Die einheitlichen Mischanlagen perichondrischer, epichondrischer und (kranial)-membranöser Knochenbildung erklärt sich aus ihrer einheitlichen Bildungsstätte am Primordialkranium. Gegen eine Ableitung epichondrisch entstehender Knochenlamellen von dermalen Verknöcherungen und für einen engen Zusammenhang derselben mit dem Primordialkranium spricht die innige Beziehung[1]), die zwischen den epichondralen Knochenlamellen und dem Primordialkranium besteht. Die Knochenbildungszellen liegen vornehmlich zwischen Lamelle und Knorpel (z. B. Textfig. 6, 7, 18, 26, 27, 28, 29) oder in der Kranialmembran (z. B. Textfig. 17, 18) oder sie umschließen vom Perichondrium aus die Lamelle (z. B. Textfig. 28). Die innige Beziehung epichondrischer Knochen zur membranösen und knorpeligen Kranialhülle zeigt sich durch die ganze Entwicklung, so auch noch nach Ausbildung des Faserstützgewebes (vgl. Textfig. 21). Dagegen kommt es niemals bei *Cyclopterus* zu einer Verschmelzung von Knochenlamellen und Hautverknöcherungen, wie bei *Siluriden* und *Ganoiden* (vgl. GÖLDI, 7), obwohl wir bei *Cyclopterus*, wie

---

1) Dieselbe besteht nur zwischen Knochenlamelle und dem Knorpel, von dem aus sie entstanden ist, nicht aber mit dem Knorpel, an den sie sich anlehnt, z. B. *maxillare* am Palatoquadratknorpel.

Hase (9) gezeigt hat, einen sehr primitiven, dem der *Selachier* nahestehenden Hautpanzer haben.

An den Stellen des Primordialkraniums, an welchen Knorpel zur Zeit der Knochenentstehung nicht ausgebildet ist, entstehen an der membranösen Kranialhülle Verknöcherungen im engen Zusammenhange mit chondralen Lamellen, so am *supraoccipitale*, *parietale*, *frontale* und *parasphenoid* (vgl. Textfig. 17, 18, 19, 22, 25).

An den Teilen des Visceralkraniums, welche im Dienste der Nahrungsergreifung und Nahrungszerkleinerung sowie des Schutzes der Atmungsorgane schon sehr frühzeitig entstehen, sehen wir, daß einige und gerade die ältesten Knochen sich direkt aus dichtzelligen, embryonalen Gewebestreifen, dem sogenannten Vorknorpel, entwickeln und der Knorpel erst später *(intermaxillare)* oder gar nicht *(maxillare, radii, opercula)* zur Ausbildung kommt. Aller Wahrscheinlichkeit nach sind *intermaxillare* und *maxillare* Verknöcherungen eines schon bei den Selachiern reduzierten Prämaxillarbogens. *Radii* sind auch bei *Selachiern* ausgebildet, und zwar knorpelig. Wie weit die *opercula* von *radii* des Hyomandibularknorpels, wie sie bei rezenten Selachiern *(Callorhynchus*, vgl. 5c, S. 649) und ausgestorbenen Formen (11) bekannt sind, abgeleitet werden dürfen, ist schwer zu entscheiden, da sie meist stark verändert sind und vielfache Gestaltung bei den Teleostiern erfahren haben. Daß aber die *opercula* selbständige Sehnenverknöcherungen darstellen, ist nicht anzunehmen. Es spricht dagegen auch die Erfahrung, die wir bei der Ontogenese der Knochen des *Cyclopterus* gemacht haben, daß alle Sehnen- und Bänderverknöcherungen als Apolamellen von primären Lamellen des Primordialkraniums aus entstehen. Die *opercula* sind bei *Cyclopterus* teilweise schmal oder gar bandförmig und bilden möglicherweise einen Übergang von der ursprünglichen Gestalt der *radii* zu der durch mannigfache Abänderungen dem Kiemendeckel mehr und mehr angepaßten plattenartigen Form der *opercula* der meisten Knochenfische.

Während bei den als Stäbchen erscheinenden *radii* eine Bildung sekundärer Lamellen von der Urlamelle aus nicht vorhanden ist und am *intermaxillare* und *maxillare*, welche beide als kräftige Knochenstangen sich entwickeln, dieselbe nur eine untergeordnete Rolle spielt, sehen wir bei den Knochen, die am Knorpel entstehen, eine sehr intensive und bei *Cyclopterus* sehr komplizierte Apolamellenbildung von der primären Lamelle aus.

Die Apolamellen dringen von der Urlamelle aus in das Bindegewebe hinein, senden wieder Lamellen (tertiäre) aus (vgl. z. B. Textfig. 20) und bringen schließlich ein sehr verzweigtes, durch viele Querlamellen verbundenes, aber bei wenig Knochenmaterial leistungsfähiges Kammerwerk von Knochenlamellen zustande, wie es bereits in Studie I (28) beschrieben ist. In den Knorpel dringen diese dünnen Lamellen weniger und nur spät hinein (vgl. Studie I, Taf. 17, Fig. 6). Von den im Bereich der Kranialmembran entstandenen Teilen der primären Lamelle bilden sich in gleicher Weise Apolamellen aus. Gleichzeitig verdickt sich die Kranialhülle und bildet ein Faserstützgewebe, das die Hohlräume zwischen den Lamellen ausfüllt (vgl. Studie I, Taf. 17, Fig. 6).

ad II.

Verknöcherungen entstehen zur Verstärkung der Kranialhülle und der Visceralbogen überall da, wo dieselben durch Druck und Zug besonders beansprucht sind. Für das Erscheinen verschiedener Knochen kommen vornehmlich rein statische Momente in Betracht, wie Gaupp mit Recht betont hat. So erklären sich manche Knochenanlagen hauptsächlich durch ihre exponierte Lage am Kranium, z. B. der *vomer* an der unteren und das *ethmoid* an der oberen Vorderkante des Neurokraniums als Verstärkungen der Knorpelhülle an diesen besonders gefährdeten Partien, das *parasphenoid* als Stütze des Neurokraniums gegen den Rachen, *frontalia* und *parietalia* als Verstärkung des Schädeldaches. Eine zweite Ursache der Knochenentstehung ist die durch Aufhängeapparate und an Gelenken erzeugte Druck- und Zugwirkung auf den Knorpel. So entstehen am Hyomandibularansatz *sphenoticum*, *squamosum* und *hyomandibulare*, zur Befestigung des Oberkiefers das *palatinum* und am Unterkiefergelenk *quadratum* und *articulare*. Bei diesen Knochen spielt zugleich der mit den Gelenken verbundene und für die Tätigkeit derselben nötige Muskel- und Bandansatz für die Ausbildung des Knochens eine große Rolle. Muskel- und Bänderansatz sind ferner die Hauptursache für die Entstehung des *angulare*, der *pterygoidea*, des *symplecticum*, des *opistoticum* und *epioticum* und des Kammes des *supraoccipitale*. Bei den meisten Knochen ist die Entstehung von Apolamellen auf Muskel- und Bandansatz zum großen Teil zurückzuführen (vgl. Textfig. 8, 10, 14, 26, 29, 31, 38, 42, 43, 44). Ein Teil der Verknöcherungen des Visceralbogens ist bei *Cyclopterus* auf den Druck, den die Knorpelstücke bei der Bewältigung der Nahrung

auszuhalten haben, zurückzuführen, so namentlich *intermaxillare*, *dentale* und die *branchialia*. Der *vomer* kommt bei *Cyclopterus* in dieser Beziehung nur indirekt in Betracht. Er dient nicht zur Ergreifung der Nahrung wie bei anderen Teleostiern, sondern hat lediglich den Druck der diese Funktion übernehmenden Verknöcherungen des Prämaxillarbogens am Neurokranium zu tragen. Die *hyalia*, welche dem ganzen Schlundapparat den Halt geben, entstehen vornehmlich im Dienste des Muskelansatzes, der für die Bewältigung der Nahrung durch die Schlundknochen nötig ist. Auch die Schlundknochen selber entstehen an den Schlundknorpeln im engsten Zusammenhange mit Muskelzug. Ihr Hauptentstehungsgrund ist aber der Druck, den die zu verarbeitende Nahrung auf sie ausübt. Spezialausbildungen der Schlundverknöcherungen sind die bezahnten *pharyngalea*. Sie entstehen gleich den übrigen *branchialia*, wie im speziellen Teile gezeigt ist, perichondral und bilden von der perichondralen Urlamelle aus Apolamellen, die neben Muskelansatz zur Stütze der Zähne dienen (vgl. Textfig. 38—41). Diese Apolamellen bilden sich dann viel stärker aus als die Urlamelle. Das hat SCHMIDT (25) zu dem Fehlschluß geführt, daß eine Bestätigung der HERTWIGschen Theorie hier vorliegt. Am *intermaxillare* entsteht der zahntragende, horizontale Ast später als die vertikale Urlamelle und von dieser aus. Am *dentale* ist die Urlamelle gleich bei ihrem Auftreten peri-, epi- und apochondral angelegt. Aber der apochondrale Teil zieht auch hier zunächst nicht unter den Zahnanlagen lang, sondern es bildet sich der die Zähne stützende Teil erst später von der Urlamelle aus. Die Zahnknochen des *Cyclopterus* sind spezielle Ausbildungen von Knochen, die an Teilen der Visceralbogen (*pharyngalea*, *dentale*) oder an Stelle von Knorpelstücken ehemaliger Visceralbogen (*intermaxillare*) entstehen. Der die Zähne tragende Teil dieser Knochen entsteht von der Urlamelle aus. Verknöcherungen des Neurokraniums treten bei *Cyclopterus* nicht in Beziehung zu Zähnen. Die HERTWIGsche Theorie findet in der Ontogenese des *Cyclopterus* keinen Beleg. Die Schwierigkeit einer Ableitung von Schädelknochen aus Zahnverknöcherungen bei Teleostiern und Ganoiden hat schon HERTWIG selber gesehen (10), und wie er auch andere (2, 31, 7, 23). HERTWIG stützte sich bei seiner noch heute allgemein anerkannten Theorie der Entstehung von Deckknochen aus Zahnsockelverschmelzungen auf seine Beobachtungen am *vomer*, *palatinum* und *operculare* des zeitig und stark verknöchernden Urodelenschädels. Er sah hier Knochen ontogenetisch

direkt aus Zahsockelverschmelzung entstehen. Bei den Anuren, die sich durch ein starkes Knorpelkranium auszeichnen, mußte er dagegen schon feststellen, daß diese Knochen als selbständige Lamellen gebildet werden. Es bleibt also die Frage, ob nicht die ursprünglichere Art der Verknöcherung an den Formen mit gut ausgebildetem Knorpelkranium (Anuren und den meisten Fischen) zu suchen ist. Immerhin —, mögen auch die Zähne nicht direkt durch Sockelverschmelzung Knochen aufbauen, so üben sie doch da, wo sie auftreten, einen Druck auf ihre Unterlage aus, der zur Bildung von Knochen führen kann und bei *Cyclopterus* zur Bildung von starken Apolamellen führt. Einen ähnlichen, wenn auch schwachen Druck verursachen scheinbar auch die Hauptnerven auf die Kranialwandung bei ihrem Austritt aus der Schädelhöhle. Es spricht dafür die Tatsache, daß am Nervenaustritt die innere Lamelle dort auftretender Knochen oft früher erscheint und stärker ausgebildet ist als die äußere Lamelle (vergl. Textfig. 9). So geben auch Nervenaustritte den Anlaß zur Entstehung von Knochen. Es bilden sich am Austritt des *nervus trigeminus* + *facialis* das *alisphenoid*, des *nervus vagus* das *occipitale* und des *nervus olfactorius* das *praefrontale*. Eine Lamelle des *praefrontale* dient zugleich der Geruchsgrube und dem Nasalkanal als Stütze. Die kleinen, unscheinbaren *nasalia*, auch *turbinalia* genannt, dienen nicht dem Nasalkanal, sondern dem supraorbitalen Schleimkanal zum Schutz. Bei der Einschließung der Schleimkanäle handelt es sich bei *Cyclopterus* vornehmlich um Apolamellenbildungen. Schon Vrolik (30), M'Murrich (16), Allis (1) und Sagemehl (22) wiesen darauf hin, daß nur der Bruchteil eines Knochens meist mit dem Schleimkanal in Beziehung steht[1]). Das ganze Knochenindividuum läßt sich daher nicht aus dem nur über einen Teil seiner Ausdehnung hinziehenden Schleimkanal begründen. Vielmehr ist die Einbettung der Sinneskanäle sekundär entstanden, wie auch Fürbringer (4) an den Dipnoern konstatiert. Die den Schleimkanal umschließenden Knochenlamellen entwickeln sich auch bei *Cyclopterus* ontogenetisch nach den Urlamellen und in der überwiegenden Mehrzahl von ihnen aus. Unabhängig entstehen *nasale* und *orbitalia*. Ob das *nasale* als Apolamelle vom *ethmoid* aus phylo-

---

1) Am *squamosum* von *Exocoetus* fehlt die Beziehung zum Knochen ganz, hier wird der Schleimkanal von Schuppen eingeschlossen (13).

genetisch entstanden und selbständig geworden ist, ob die *orbitalia*, die nur teilweise die Funktion des Schleimkanalschutzes übernommen haben, ursprünglich Verknöcherungen am Knorpel gewesen sind, oder ob *nasalia* und *orbitalia* als dermale Schleimkanalknochen aufzufassen sind, kann die *Ontogenese* nicht entscheiden. Jedenfalls sind es keine integrierenden Knochenbestandteile des Wirbeltierschädels. Das *praeoperculum* scheint bei *Cyclopterus* nur sekundär die Aufgabe des Schleimkanalschutzes übernommen zu haben und ist wahrscheinlich wie die übrigen *opercula* von *radii* des Hyomandibularknorpels abzuleiten. Die Einhüllung der Schleimkanäle ist eine sekundäre Spezialerscheinung bei Fischen, die für die Entwicklung des Wirbeltierschädels ohne Bedeutung ist. Ursache zur Bildung integrierender Knochen des Teleostierschädels sind die Schleimkanäle nicht. Der Verlauf der Kanäle ist bei *Cyclopterus* folgender. Der supraorbitale Schleimkanal beginnt jederseits mit dem *nasale*, läuft über das *frontale*, wo er einen Ausführgang hat, zum *sphenoticum* und tritt kurz vor dem *squamosum* mit dem vereinigten Infraorbital-Mandibularkanal zusammen. Am Beginn des *squamosum* liegt sodann wieder ein Ausführgang. Etwas weiter hinten sind die beiden lateralen Kanäle durch den Occipitalkanal verbunden. Derselbe zieht über das vordere *supraoccipitale*, die *epiotica* und *parietalia* und tritt über den hinteren Teilen der *squamosa* in die Seitenkanäle ein, die nunmehr als Seitenlinien über den Körper lang nach hinten verlaufen. Der infraorbitale Schleimkanal beginnt am Hinterende des *orbitale I*, geht über *orbitale II* und den vorderen Teil des *orbitale III*, danach über das *postorbitale* und vereinigt sich, nachdem er vorher einen Gang an die Hautoberfläche geschickt hat, am *sphenoticum* mit dem Mandibularkanal, welcher über *dentale*, *articulare*, *praeoperculum* zum *sphenoticum* sich erstreckt. Alle diese Kanäle entstehen an der Hautoberfläche, wandern mehr oder weniger in die Tiefe und finden hier am Kranium eine feste Unterlage, die durch seitliche Einschließung mittels Apolamellen noch verstärkt werden kann (vgl. Textfig. 13, 14, 15 *sch.*).

ad III.

In der Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere ist eine dauernde Verstärkung des Kraniums zu beobachten. An Stelle eines vorübergehend auftretenden, dichtzelligen Stützelementes tritt der leistungsfähigere Knorpel oder die Kranialmembran. Der Knorpel entsteht aus besonders dichten Zellanhäufungen — bei einigen

Selachiern soll nach LUBOSCH (14a) Vorknorpel fehlen — durch Absonderung einer gemeinsamen Grundsubstanz. An Stellen besonderer Beanspruchung wird Knorpel und Kranialmembran durch Kalkablagerungen verstärkt. Die Festigkeit des Knorpels wird erhöht durch Einlagerung oder Auflagerung von Mineralien. Die Einlagerung ist die primitivere Art. Wir finden sie bei Selachiern und Knorpelganoiden, aber auch bei Knochenganoiden und Teleostern. Sie besteht in Einführung von Kalksalzen in die Interzellularsubstanz. Die Knorpelzellen bleiben intakt (vgl. LUBOSCH, 14b). Bei den Selachiern kommt es zur Bildung regelmäßiger Kalkplatten, die dicht an oder auch unter der Knorpeloberfläche liegen. Die größte Leistungsfähigkeit wird in der Verstärkung des Knorpels bei Knochenganoiden und Knochenfischen erst erreicht durch Auflagerung von verkalkten Lamellen auf dem Knorpel. Schon bei den Teleostiern und dann in der ganzen Wirbeltierreihe wird der Knorpel selber durch diese Knochenbildung immer mehr verdrängt. Den Unterschied zwischen den Kalkplatten der Selachier und den Knochenlamellen der höheren Fische hat H. MÜLLER (15) nachgewiesen. Aber bei aller Verschiedenheit in Ort und Art der Ausbildung haben doch beide Verkalkungsprozesse das gemeinsam, daß sie von Zellen an der Knorpeloberfläche ausgehen, die auf einer gewissen embryonalen Stufe verharren. Die Eigenart des Knochens zeigt sich darin, daß er sich von seinem knorpeligen Boden emanzipiert, auch ohne die knorpelige Unterlage weiterwächst, ja den Knorpel, der ihm als Urboden gedient hat, durch seine große Leistungsfähigkeit überflüssig macht, so daß sich derselbe zurückbildet und schließlich dem Knochen allein den Platz läßt.

Ist die Kalkplattenauflagerung als Verstärkung eines schnell, lückenlos und starkwandig auftretenden Knorpelkraniums zu verstehen, so bedeutet die Knochenbildung die Befestigung und den Ersatz eines langsam, lückenhaft und schwachwandig entstehenden Knorpelkraniums. Bei dem letzteren Vorgange entstehen vom Perichondrium und der Kranialmembran aus Knochenlamellen, welche die zur Zeit der nötigen Verstärkung des Schädels vorhandenen, durch Membran ausgefüllten Lücken des Knorpelkraniums durch Knochen überbrücken und auch ohne knorpelige Grundlage fortwachsen. Gleichzeitig bedarf die schwache Knorpelbildung einer beschleunigten Verstärkung. Da die auf dem Knorpel liegende Perilamelle dieselbe bei der einseitigen Wachstumsmöglichkeit nicht liefern kann, entstehen von der (ursprüng-

lich dicht) auf dem Knorpel lagernden Knochenlamelle aus neue Lamellen, die sich von der Knorpeloberfläche entfernen (die Apolamellen), oder die Perilamelle hebt sich, um beiderseits Zuwachs erhalten zu können, vom Knorpel ab und wird zur Epilamelle. Auf diese Weise wird die (Kalk oder ähnliche Mineralien einlagernde und dadurch sehr widerstandsfähige) Lamelle immer unabhängiger vom Knorpel und macht schließlich seine ursprüngliche Grundlage überflüssig. Die beim Einsetzen der Verknöcherung vorhandenen Knorpelanlagen geben dabei die Grundlage für das Entstehen von Knochenzentren. Je lückenhafter das Primordialkranium wird, um so mehr erhalten wir bestimmt lokalisierte Knochenindividuen. Mit dem Zurücktreten des Knorpels in der Ontogenie werden die Knochen immer konstanter in der Wirbeltierreihe. An Stelle vieler, wechselnder, indifferenter Verknöcherungen treten weniger zahlreiche, bestimmte (homologe), konstante Knochen (vgl. auch Fürbringer 4, S. 434). Zug- und Druckwirkung allein können wohl die Entstehung von Knochenlamellen, aber nicht die Lokalisierung regelmäßig auftretender Knochenindividuen erklären. Letztere wird erst verständlich durch die Berücksichtigung der knorpeligen Grundlage, von der aus die Knochen entstehen.

Aus einer gewissen Übereinstimmung der Anlage und Ausdehnung des Knorpelkraniums zur Zeit der Knochenentstehung bei den Knochenfischen — soweit dieselbe bekannt ist: *Esox* (31), *Salmo* (26 u. 5 *c*), *Gobius, Anchois, Atherine* (19), *Gasterosteus* (27), *Exocoetus* (13), *Cyclopterus* (28), *Syngnathus* (16), *Cyprinus* (17), *Clupea* (21), vgl. auch *Lepidosteus* (18 u. 29) — erklärt sich das bestimmte Auftreten homologer Knochen. Diese Übereinstimmung ist weniger groß, wo zeitig geschlossene Knorpelmassen auftreten, konstant, wo nur schmale Knorpelstreifen liegen. So finden wir an der zeitig und einheitlich verknorpelnden Gehörkapsel eine ziemliche Mannigfaltigkeit wechselnder Knochen. Je nach Ausdehnung des *squamosum* kommt es oft nicht zur Ausbildung eines *prooticum* (so auch bei *Cyclopterus*), oder das *opistoticum* fehlt, auch die Bildung des *sphenoticum* kann unterbleiben. Zweck dieser Verknöcherungen ist die Verstärkung des Knorpels der *capsula auditoria* am Hyomandibularansatz mit seiner Muskulatur und an Ansatzstellen von Rückenmuskulatur. Alle diese Funktionen kann in wechselnder Ausdehnung das *squamosum* übernehmen. Bei *Cyclopterus* entsteht entsprechend dem vorderen Ansatz des Hyomandibularknorpels das *sphenoticum*, entsprechend dem hinteren

Ansatz desselben Knorpelstückes das *squamosum* und am Ansatz seitlicher Rückenmuskulatur das *opistoticum*. Regelmäßiger ist bei den Knochenfischen das Auftreten der *alisphenoidea* an den Knorpelkommissuren zwischen *parachordalia* und *processi postorbitales* (vgl. Studie I, Textfig. 8 u. 9), der *epiotica* am Übergange des *tectum synoticum* in die Gehörkapseln und der *parietalia*[1]) am Übergänge des dorsalen Randes der Gehörkapseln in die Postorbitalfortsätze. Konstant ist die Lokalisierung des den *Ganoiden* fehlenden *supraoccipitale* (mit seinem möglicherweise einem Dornfortsatz entsprechenden Kamme) am medialen Vorderrande des *tectum synoticum*, dort wo die *pila occipitalia* verschmelzen. Am Boden der Occipitalpfeiler entsteht bei den meisten Teleostiern wirbelartig das *basioccipitale*. An den zum Vagusaustritt dienenden Lücken zwischen Occipitalpfeiler und Gehörkapsel treten übereinstimmend bei Knochenfischen die *exoccipitalia* auf. Entsprechend den Unterschieden in der Hebung des Gehirns sind die Verknöcherungen am Boden des Neurokraniums wechselnd ausgebildet. Am Hypophysenloch entsteht das *parasphenoid* von der Vereinigung der *trabeculae* (in die *trabeculae communes*) aus. Da bei *Cyclopterus* die Ausbildung eines *septum interorbitale* unterbleibt, kommt es nicht zur Anlage eines *orbito-* und *basisphenoid* wie bei der Mehrzahl der Fische. Das Rostrum dient dem *vomer*, das Präethmoidalhorn *(cornu trabecularum)* dem *ethmoid*, die Parethmoidalhörner den *praefrontalia* und die Epiphysalknorpel mit ihren *taeniae* den *frontalia* als Grundlage und Ausgangspunkt der Verknöcherung. Bei *Cyclopterus* entstehen die konstanten Knochen des Neurokraniums an markanten Stellen des Knorpelkraniums. Hat der Knochen den Knorpel in der Ausbildung überholt, so können die Knochen auch an den entsprechenden Punkten der vorknorpeligen Anlage desselben entstehen, wie teilweise das *squamosum* bei *Salmo*. Noch schärfer ausgesprochen als am Neurokranium ist die Abhängigkeit der Knochenindividuen von der Ausbildung des Knorpels an den Knorpelstücken der Visceralbogen. Die Knochen entsprechen hier teils einfach den Knorpelstücken „als Knorpelhüllen, die in Knochenlamellen bestehen", so die *branchialia*, das *urohyale*, *stylohyale*, oder sie treten „an

---

1) Die Funktion der nicht an so exponierten Stellen entstehenden *parietalia* kann bei Knochenfischen von den *frontalia* mit übernommen werden (z. B. *Gobioiden*); vgl. auch das *frontoparietale* der *Dipnoer*.

Stelle von Knorpelstücken“ auf, wie die bei Selachiern knorpelig ausgebildeten *radii*, teils entstehen sie an besonders exponierten Stellen dieser Knorpel, so die beiden *basihyalia* an der Innen- und Außenkante des Basihyalknorpels; das *cerato-* und *epihyale* vorn und hinten am sogenannten Keratohyalknorpel, der ursprünglich zwei Knorpelkernen entspricht; ebenso das *hyomandibulare* und *symplecticum* an dem oberen Teil des Hyomandibularknorpels und an dem *processus symplectiformis*; das *palatinum*, *metapterygoid* und *quadratum* am vorderen, hinteren und unteren Fortsatze des Palatoquadratknorpels; das *dentale* vorn, das *articulare* am Gelenk und das *angulare* am hinteren Fortsatze des MECKELschen Knorpels. Das *pterygoid* und *entopterygoid* liegen nicht an so exponierten Stellen des Palatoquadratknorpels. Ihr Erscheinen ist daher bei Teleostiern starkem Wechsel unterworfen. Sie können mit dem *palatinum* verschmelzen oder ganz fehlen, so daß ihre Funktion das *palatinum* mit übernimmt. Bei *Cyclopterus* sind sie als selbständige Knochen ausgebildet. Wie weit *intermaxillare* und *maxillare* Knorpelstücken des Prämaxillarbogens entsprechen, läßt sich nicht entscheiden, da wir die ursprüngliche Gestaltung des Bogens noch nicht kennen. Ein durch spezielle Anpassung noch mehr verschleiertes Bild des phylogenetischen Ursprungs bieten uns die *opercula*, die möglicherweise von *radii* abstammen. Ihr ontogenetisches Erscheinen als schmale, dem Hyomandibularknorpel anliegende Lamellen spricht sehr dafür. Ob die *orbitalia* und die *nasalia* von Verknöcherungen des Knorpelkraniums abstammen oder Dermalverknöcherungen vorstellen, ist nicht zu entscheiden. Ihre Funktion ist teilweise unklar und wechselnd, ihr Erscheinen wechselreich und vielgestaltig, ihre Bedeutung als integrierende Schädelknochen gering. Wenn wir auch in diesen Fällen eine Wechselbeziehung zwischen Knorpelkranium und Knochen nicht feststellen können, so ist doch die Bedeutung des Primordialkraniums für die Entstehung der Knochenindividuen augenscheinlich. **Zur Erklärung des regelmäßigen Auftretens homologer Knochen bei verwandten Gruppen muß die Anlage des Knorpelkraniums berücksichtigt werden.** Die auf Druck und Zug allein beruhenden gleichen Organisationsverhältnisse können uns das übereinstimmende Erscheinen von Knochenlamellen, **nicht aber das Auftreten von Knochenindividuen erklären**, welche mit ihren Lamellen die verschiedensten Funktionen übernehmen und ursprünglich verschiedene Knochenanlagen in sich vereinen. Mag der Knorpel auch nur vorübergehende Bedeutung in der Wirbel-

tierreihe haben; um zum Verständnis homologer Knochenbildung zu gelangen, wird er berücksichtigt werden müssen.

Wenn ich hier den Wert der knorpeligen Grundlage für die Knochenbildung betont habe, so soll damit lediglich die Bedeutung des Primordialkraniums für die Lokalisierung von Knochenindividuen hervorgehoben werden. Wenn ich ferner gezeigt habe, daß die Entstehung der Knochenlamellen bei *Cyclopterus* und anderen Teleostiern die Möglichkeit einer Abdrängung der Perilamelle zur Epilamelle und das Bestreben der Urlamelle, von ihrem Mutterboden als Apolamelle fortzuwachsen, aufweist, so soll damit durchaus keine allgemeingültige Ableitung aller Verknöcherungen von der ursprünglichen Hülle des Gehirns und den Visceralanlagen gegeben werden. Die Tatsache der dermalen Herkunft gewisser Verknöcherungen bleibt unangetastet. **Es fragt sich nur, wie weit diese dermalen Verknöcherungen bestimmend sind für die Bildung integrierender Knochen der Wirbeltiere.** Diese Frage ist durchaus noch nicht entschieden. Die HERTWIGsche Theorie ist eine zur Zeit sehr brauchbare Hypothese, aber kein Dogma, das zu beweisen die Pflicht jeder ontogenetischen Arbeit wäre[1]). Die Frage, ob dermatogene Verknöcherungen dauernde oder nur vorübergehende Bedeutung in der Entwicklung der Wirbeltierknochen haben, ist heute ebensowenig gelöst wie die, wie weit die Schädelknochen Autochthonen an der ursprünglichen Hülle des *cerebrum* und den Uranlagen der Visceralbogen sind, wie etwa die Verknöcherungen der Wirbel und die Rippen. **Solange diese Frage nicht gelöst ist, ist die scharfe Gruppierung einer ganz bestimmten Anzahl von Schädelknochen unter dem Begriff dermatogen und dem Namen Deckknochen kaum haltbar.** So sehr auch die paläozoologische Tatsache, daß die Dermalverknöcherungen zuerst da waren, für eine Ableitung der Knochen von Hautverknöcherungen spricht, die vergleichende Anatomie und Ontogenie zeigt uns gerade bei Fischen immer wieder das Gegenteil. Zugleich stellt sie uns vor die Schwierigkeit, denselben Knochen bald dermatogen, bald chondrogen bezeichnen zu müssen, wie z. B. *opistoticum, squamosum, ethmoid* und andere. Sicherlich verfehlt ist es, augenscheinlich phylogenetisch und teilweise ontogenetisch vorknorpelig oder knorpelig präformierte Verknöcherungen, wie z. B.

---

1) Wie schwierig das manchmal ist, hat HERTWIGS Schüler WALTHER am Hecht erfahren, bei dem wie bei *Cyclopterus dentale* und *articulare* zum Teil perichondral auftreten.

die *radii,* als Deckknochen zu bezeichnen, nur weil sie nicht auf Knorpel entstehen. Zum Schluß sei noch einmal darauf hingewiesen, daß eine mehr oder weniger dichte Auflagerung auf dem Knorpel unmöglich für vollkommen heterogenen Ursprung entscheidend sein kann. Es darf das mehr oder weniger innige Verhältnis der Urlamelle zum Knorpel nicht als trennendes Merkmal zwischen dermatogener und chondrogener Herkunft eines Knochens hingestellt werden. Entscheiden kann hier nur die Fülle vergleichend ontogenetisch gewonnener Resultate, die noch aussteht. Die vergleichende Ontogenie muß die vergleichende Anatomie ergänzen.

Abkürzungen.

a. = Auge.
ach. = achondral.
al. = alisphenoid.
an. = angulare.
apl. = Apolamelle.
art. = articulare.
b. = Blasenknorpel.
ba. = Band.
bh. = basihyalia.
bl. = Blutgefäße.
bo. = basioccipitale.
c. = Chorda.
c.a. = capsula auditoria (periotischer Knorpel).
c.c. = cavum cranii.
ce. = cerebrum.
cem. = Cerebralmembran.
ch. = ceratohyale.
c.m. = cartilago Meckeli.
co. = corium.
c.t. = cornu trabecularum (Präethmoidalhorn).
d. = dentale.
e. = ethmoid.
enl. = Endolamelle.
enp. = entopterygoid.
eo. = epioticum.
ep. = Epiphyse.
eph. = epihyale.
epk. = Epiphysalknorpel.
epid. = Epidermis.
epl. = Epilamelle.
etk. = Ethmoidalknorpel.
ex. = exoccipitale.
fa. = Faserstützgewebe.
f. = frontale.
g. = Gefäße.
gb. = Geruchsblase.
h. = Hypophyse.
hk. = Hyomandibularknorpel.
im. = intermaxillare.
imk. = Intermaxillarknorpel.
iop. = interoperculum.
k. = Knochenlamelle.
m. = maxillare.
m.a. = macula acustica.
mp. = metapterygoid.
mu. = musculus.
n. = nasale.
n.ol. = nervus olfactorius.
n.tr. = nervus trigeminus.
n.v. = nervus vagus.
o. = Osteoblasten.
oo. = opistoticum.
op. = operculum.
*or^I^* = orbitale I.
p. = parachordalia.
pa. = parietale.
pal. = palatinum.
p.a. = processus antorbitalis.
pc. = Perichondrium.
pf. = praefrontale.
ph.i. = pharyngale inferius.
ph.s. = pharyngale superius.
pl. = Perilamelle.
po. = postorbitale.
prp. = praeoperculum.
p.p. = processus postorbitalis.
pq. = Palatoquadratknorpel.
ps. = parasphenoid.
pt. = posttemporale.
pte. = pterygoid.
q. = quadratum.
r.b. = radii branchiostegi.
s. = symplecticum.
sc. = Skleralring.
sch. = Schleimkanal.
sh. = stylohyale.
s.i. = septum interorbitale.
so. = supraoccipitale.

sop.	= suboperculum.	*t.p.*	= taeniae postorbitales.
sp.	= sphenoticum.	*t.s.*	= tectum synoticum.
sq.	= squamosum.	*u.*	= urohyale.
t.	= trabeculae.	*v.*	= vomer.
t.c.	= trabeculae communes.	*W.*	= Wirbel.
t.a.	= taeniae antorbitales.	*Z.*	= Zahn.
t.m.a.	= taenia media anterior.	*Za.*	= Zahnanlage.
t.m.p.	= taenia media posterior.		

Literaturverzeichnis.

Die Literatur deckt sich größtenteils mit der des I. Teiles meiner Studien. Ich verweise demnach auf die dort gemachten Angaben. Hier sollen nur diejenigen Arbeiten angeführt werden, welche im Texte erwähnt sind.

1) Allis, E. Ph.,
   a) On the Morphology of certain Bones of the Cheek and Snout of Amia calva. Journ. of Morph. 1898, Vol. XIV.
   b) On certain Homologies of the Squamosal, Intercalar, Exoccipitale and Extrascapular Bones of Amia calva. Anat. Anz. 1899, Vol. XVI.
2) Carlsson, A., Über die Zahnentwicklung bei einigen Teleostiern. Morph. Jahrb. (Anat. Abt.) 1895, Bd. VIII.
3) Friedmann, E., Beiträge zur Zahnentwicklung der Knochenfische. Morph. Arb. 1897, Bd. VII.
4) Fürbringer, K., Morphologie des Skeletts der Dipnoer usw. Densch. Med.-Nat. Ges. Jena 1904, Bd. IV.
5) Gaupp, E.,
   a) Alte Probleme und neuere Arbeiten über den Wirbeltierschädel. Anat. Hefte 1900, Bd. II, H. 10.
   b) Zur Entwicklung der Schädelknochen bei den Teleostiern. Verh. Anat. Ges. Heidelberg 1903.
   c) Die Entwicklung des Kopfskeletts in Hertwigs Handbuch der Entwicklungslehre 1906, 3^{II}.
6) Gegenbaur, C.,
   a) Über die Bildung des Knochengewebes. 1. Teil. Jen. Zeitschr. 1864, Bd. I.
   b) Über die Bildung des Knochengewebes. 2. Teil. Jen. Zeitschr. 1867, Bd. III.
   c) Über primäre und sekundäre Knochenbildung mit besonderer Beziehung auf die Lehre vom Primordialkranium. Jen. Zeitschr. 1867, Bd. III.
   d) Grundzüge der vergleichenden Anatomie, 2. Aufl. Leipzig 1870.
   e) Über das Kopfskelett von Alepocephalus rostratus. Morph. Jahrb. 1878, Suppl.-Bd. IV.
   f) Vergleichende Anatomie I. Leipzig 1898.

7) Göldi, A., Kopfskelett und Schultergürtel von Loricaria cataphracta, Ballistes capriscus und Accipenser ruthenus. Jen. Zeitschr. 1884, Bd. XVII.
8) Harrison, R. G., Ectodermal or Mesodermal Origin of the Bones of Teleosts. Anat. Anz. 1895, Bd. X.
9) Hase, A., Studien über das Integument von Cyclopterus lumpus. Jen. Zeitschr. 1911, Bd. XLVII.
10) Hertwig, O., Über das Zahnsystem der Amphibien. Bonn 1874.
11) Jaeckel, O., Über den Bau des Schädels. Verh. Anat. Ges. Greifswald 1913.
12) Kölliker, A., Allg. Betrachtungen über die Entstehung d. knöchernen Schädels der Wirbeltiere. Ber. Zool. Anst. Würzburg 1847/48, H. 2.
13) Lasdin, W., Die Entwicklung des Schädels von Exocoetus. Travaux Soc. Imp. Nat. Petersbourg 1913, Bd. LXIV.
14) Lubosch, W.,
   a) Entwicklung des Knorpelgewebes usw. Biol. Zentralblatt Leipzig 1909, Bd. XXIX.
   b) Anpassungserscheinungen bei der Verkalkung des Selachierknorpels. Anat. Anz. 1910, Bd. XXXV.
15) Müller, Heinr., Über die Entwicklung der Knochensubstanz. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1858, Bd. IX.
16) M'Murrich, J. P., Osteol. and Devel. of Syngnathus. Quart. Journ. Micr. Sc. 1883, Bd. XXIII.
17) Nusbaum, J., Entwicklungsgeschichte und vergleichende Beurteilung der Occipitalregion und Weberschen Knöchelchen. Anat. Anz. 1908, Bd. XXXII.
18) Parker, W. K.,
   a) On the structure and development of the skull in the salmon. Phil. Trans. Roy. Soc. London 1873, Vol. CLXIII.
   b) On the structure and development of the skull in the Lepidosteus osseus. Phil. Trans. Roy. Soc. London 1882, Vol. CLXXIII.
   c) Parker and Betany, Morphologie des Schädels, deutsch von Vetter 1879.
19) Pouchet, G., Développement du squelette des Poissons osseux. Journal de l'Anatomie et de la Physiologie 1875, 1878, Vol. XI et XIV.
20) Röse, C., Über die Zahnentwicklung der Fische. Anat. Anz. 1894, Bd. IX.
21) Ryder, J. A., Development of osseus Fishes. U. S. Fish. Commission 1885.
22) Sagemehl, M., Beiträge zur vergleichenden Anatomie
   a) I. Kranium von Amia calva. Morph. Jahrb. 1884, Bd. IX.
   b) III. Kranium der Characiniden. Morph. Jahrb. 1885, Bd. X.
   c) IV. Kranium der Cypriniden. Morph. Jahrb. 1891, Bd. XVII.
23) Schleip, W., Entwicklung der Kopfknochen bei Lachs und Forelle. Inaug.-Diss. Freiburg i. Br. 1903.

24) SCHMID-MONARD, C., Die Histogenese des Knochens der Teleostier. Zeitschr. wiss. Zool. 1883, Bd. XXXIX.
25) SCHMIDT, B., Das Gebiß des Cyclopterus lumpus. Jen. Zeitschr. 1913, Bd. XLIX.
26) STÖHR, P., Zur Entwicklungsgeschichte des Kopfskelettes der Teleostier. Festschr. III. Säkularfeier der A. J. Maximiliana Würzburg. Leipzig 1883.
27) SWINNERTON, H., A contribution to the Morphology of the Teleostean Head Skeleton, based upon a Study of the Developing Skull of the Tree-spined Stickleback (Gasterosteus aculeatus). Quart. Journ. of Micr. Sc. N. S. 1902, Vol. XLV.
28) UHLMAANN, E., Studien zur Kenntnis des Schädels von Cyclopterus lumpus; I. Teil: Morphogenese des Schädels. Jen. Zeitschr. 1921, Bd. LVII.
29) O. VEIT,
a) Besonderheiten am Primordialkranium von Lepidosteus osseus. Anat. Hefte 1907, Bd. XLIII.
b) Die Entwicklung des Primordialkraniums von Lepidosteus osseus. Anat. Hefte 1911, Bd. XXXXIII.
30) VROLIK, A. J., Studien über die Verknöcherung und die Knochen des Schädels der Telostier. Nied. Arch. f. Zool. 1871/73, Bd. I.
31) WALTHER, J., Die Entwicklung der Deckknochen am Kopfskelett des Hechtes. Diss., Jena 1882.
32) WIJHE, J. VAN, Über das Visceralskelett und die Nerven des Kopfes der Ganoiden und von Ceratodus. Nied. Arch. f. Zool. 1879—82, Bd. V.

Beiträge zur Kenntnis der Aviculiden.

Von

Maria Clasing,

Forsthaus Meerhof (Bez. Minden).

Mit 13 Figuren im Text und Tafel 18—19.

Einleitung.

Vergleichend-anatomische Untersuchungen an Muscheln der verschiedenen Gruppen haben das übereinstimmende Ergebnis gezeitigt, daß auch bei dieser Molluskenklasse überall ein buccales Nervensystem vorhanden ist, während man früher glaubte, daß es im Zusammenhang mit der Rückbildung des Kopfes fehle. Merkwürdigerweise ist nun, wie schon Stempell (1912) hervorgehoben hatte, gerade diejenige Gruppe noch nicht genauer in dieser Hinsicht untersucht worden, über welche die ältesten Angaben existieren: die Pseudolamellibranchier und speziell die Aviculiden, an deren einem Vertreter Meleagrina margaritifera Mayoux (1886, S. 100) seine Untersuchungen über das buccale Nervensystem angestellt hatte. — Aus diesem Grunde bin ich gern der Anregung meines hochverehrten Lehrers, Herrn Prof. Dr. W. Stempell, gefolgt, eine Aviculide genauer daraufhin zu untersuchen. Ich wählte dazu eine aus der Sammlung Plate stammende Aviculide, die unter dem Namen Avicula (Meleagrina) magellanica von Stempell beschrieben worden ist (1899, S. 230). Die Untersuchung des Nervensystems dieser Aviculide ergab deswegen kein befriedigendes Ergebnis, weil die vorliegende Muschel zu klein war und überdies bei dem einzigen mir zur Verfügung stehenden Exemplar die starke Entwicklung der Geschlechtsorgane eine einwandfreie Verfolgung der feineren Nervenbahnen unmöglich machte. — Ich zog daher die auch von Mayoux (l. c.) untersuchte Seeperlmuschel, und zwar Margaritifera vulgaris Schum. mit heran, von der ich den vorderen Teil des Nervensystems untersuchte. Diese Unter-

suchung ergab an sich schon überraschende Ergebnisse; aber auch die bei der Avicula magellanica gemachten Feststellungen zeigten, daß es sich sehr wohl lohnen würde, die am Nervensystem begonnenen Untersuchungen auf andere Organsysteme auszudehnen, da diese viele interessante Einzelheiten boten. Aus diesem Grunde bildet auch die Untersuchung der Avicula eigentlich den Hauptteil meiner Arbeit, und das Nervensystem von Margaritifera vulgaris ist eigentlich nur als Ergänzung und Anhängsel dazu aufzufassen.

Historische Übersicht.

Wenn die Literatur, die für vorliegende Arbeit in Betracht kommt, auch recht umfangreich ist, so kann ich mich doch kurz fassen. Was zunächst das buccale Nervensystem der Muscheln anbelangt, so hat STEMPELL bereits in der oben zitierten Arbeit eine Übersicht und kritische Besprechung der Literatur bis zum Jahre 1912 gegeben, und die wenigen Arbeiten, die seitdem erschienen sind, haben, soweit sich unter den jetzigen Kriegsverhältnissen feststellen läßt, keine wesentlich neuen Gesichtspunkte beigebracht[1]). Hervorzuheben ist höchstens eine kurze kritische Besprechung der STEMPELLschen Arbeit von J. THIELE (1913, S. 37). Derselbe bezweifelt, daß die betreffenden Teile des Nervensystems ohne weiteres wirklich Homologa der Buccalganglien der Gastropoden seien und möchte die von STEMPELL als Buccalkommissur gedeutete Nervenverbindung der Muscheln mit der Labialkommissur der Gastropoden vergleichen. Wie THIELE aber die Natur der beschriebenen Ganglien als Buccalganglien bezweifeln kann, ist vollkommen unverständlich. Gesetzt, die Verhältnisse bei den Rhipidoglossen lägen wirklich so abweichend, wie THIELE annimmt — was man nicht zugeben kann — gesetzt selbst, diese Formen hätten nichts, was mit den Buccalganglien zu vergleichen wäre, so gibt uns das doch kein Recht, die Homologie dieser bei allen höheren Mollusken gleich gebauten und gleichliegenden Organe zu bezweifeln. Ebenso gut könnte man ja auch die Homologie von Schwimmblase und Lunge in Frage ziehen, weil Amphioxus und die Cyclostomen nichts dergleichen haben! In ähnlicher Weise hat bereits auch R. FISCHER (1915) die THIELEschen Bedenken zurückgewiesen.

---

1) Hier sind zu nennen die Arbeiten von GRIESER (1912), KASPAR (1913), FISCHER (1915), SCHRÖDER (1916), die sämtlich den Nachweis sympathischer Zentren bei den von ihnen untersuchten Muscheln erbracht haben.

Was nun die Literatur über die Anatomie der Aviculiden anbelangt, so sind Vertreter dieser Gruppe, besonders die praktisch ja so wichtige Seeperlmuschel und auch die im Mittelmeer vorkommende Avicula tarentina, häufiger Gegenstand von Untersuchungen gewesen. Aber wenn man von einigen wenigen monographischen Bearbeitungen, wie der älteren von KELAART (1858) und den neueren von GROBBEN (1901) und HERDMAN und HORNELL (1904), absieht[1]), so ist es doch hier wie bei den meisten anderen Muscheln gegangen. Die Untersucher haben gewöhnlich nur ein Organsystem an den verschiedensten Muscheln vergleichend anatomisch bearbeitet, und so ist die Literatur über die Meleagrinen denn auch so weit zerstreut, daß sie sich für eine zusammenfassende Darstellung nicht gut eignet und am besten bei dem betreffenden Organsystem erwähnt wird. Jedenfalls habe ich überall Vergleiche zwischen dem Bau der vorliegenden Muschel und den in der Literatur besonders bei MAYOUX (1886), MÉNÉGAUX (1890), PELSENEER (1891), THIELE (1889) usw. sich findenden Einzelangaben angestellt. Autoren, die wie POLI (1791)[2]) und besonders wie PELSENEER alle Organsysteme der verschiedensten Gruppen behandeln, haben zwar Angaben auch über die Aviculiden an den verschiedensten Stellen ihrer Schriften gemacht, aber es wäre wohl ebenfalls zwecklos, diese Angaben hier nochmals zusammenzustellen. Auch sie sollen daher immer an der betreffenden Stelle berücksichtigt werden, so weit sie von Wichtigkeit sind.

Material und Untersuchungsmethoden.

Das Material zu vorliegender Arbeit stammt, soweit es sich um Avicula magellanica handelt, aus der Sammlung PLATE. Diese Muschel ist offenbar eine recht seltene Spezies, denn wie STEMPELL (1899, S. 230) angibt, wurden im ganzen vier teilweise beschädigte Exemplare von PLATE in Punta Arenas, 10 Faden Tiefe, und bei Bahia San Nicolas (Bucht der Magellanstraße), 15 Faden Tiefe, gesammelt. So viel sich feststellen ließ, war das Material in 96 %igem Alkohol konserviert. Von den vier Exemplaren mußten zwei der conchyliologischen Untersuchung geopfert werden, von denen sich eines als Type der neuen Art im Berliner Museum für Natur-

1) Eine kurze Charakterisierung des Tieres von Meleagrina (nach WOODWARD) gibt auch FISCHER (1887, S. 952).

2) POLI gibt Bd. II, S. 221ff., S. 72, Taf. XXXII eine für seine Zeit vorzügliche Darstellung der Anatomie von Avicula hirundo.

kunde, das andere hier in der Sammlung befindet. Von den zwei übrig gebliebenen war eines sehr stark beschädigt, so daß es nicht in Betracht kam, und somit blieb mir für meine Untersuchung nur ein einziges Exemplar übrig. Ein glücklicher Zufall wollte es, daß gerade dieses Exemplar tadellos konserviert war, so daß man alles daran feststellen konnte. Es wurde von demselben eine Querschnittserie von 10 μ Dicke angefertigt, nachdem es vorher nach der von STEMPELL (1898, S. 344) angegebenen Methode mit Pikrinsalpetersäure + 10% reiner Salpetersäure entkalkt und mit DELAFIELDschem Hämatoxylin durchgefärbt worden war. Die Schnittebene wurde dabei, so gut es möglich war, senkrecht zu der geraden Dorsalkante des Tieres gelegt.

Das Material an Seeperlmuscheln wurde von Dr. LEVANDER (Helsingfors) im Roten Meere in der Gegend von Massauah gesammelt und als Meleagrina margaritifera L. bestimmt. Es handelt sich aber jedenfalls nach der Größe und dem Aussehen der Schale zu urteilen um die nahe Verwandte Margaritifera vulgaris SCHUM. = M. fucata (vgl. KORSCHELT 1912, S. 114). Herr Prof. STEMPELL hat mir aus seiner Privatsammlung einige Exemplare freundlichst überlassen. Leider war dieses Material nicht so gut konserviert wie dasjenige der Sammlung PLATE. Da es sich jedoch nur um das cerebrale und buccale Nervensystem handelte, wurde nur ein Stück aus der vorderen dorsalen Partie in 15 μ dicke Querschnitte zerlegt.

Zeichnungen von Schnitten wurden mittels des ABBEschen Zeichenapparates hergestellt; Rekonstruktionen wurden durch Messung mittels des Okularmikrometers und Zählung der Schnitte angefertigt. — Bei den Messungen wurde die mediane Rückenlinie, die ja bei diesen Muscheln ganz gerade verläuft, als Leitlinie benutzt.

Die vorliegende Arbeit wurde im Zoologischen Institut der Westfälischen Wilhelms-Universität Münster in Westfalen angefertigt. Herzlichsten Dank schulde ich meinem hochgeschätzten Lehrer, Herrn Prof. Dr. STEMPELL, der meine Untersuchungen jederzeit mit größtem Interesse verfolgte und mir mit gutem Rat zur Seite stand. Ebenso gebührt Herrn Prof. Dr. L. PLATE, Jena, für die Überlassung des von ihm gesammelten Materials mein verbindlichster Dank.

Die wichtigsten Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung habe ich bereits in einer vorläufigen Mitteilung (1918) niedergelegt.

Spezielle Beschreibung.

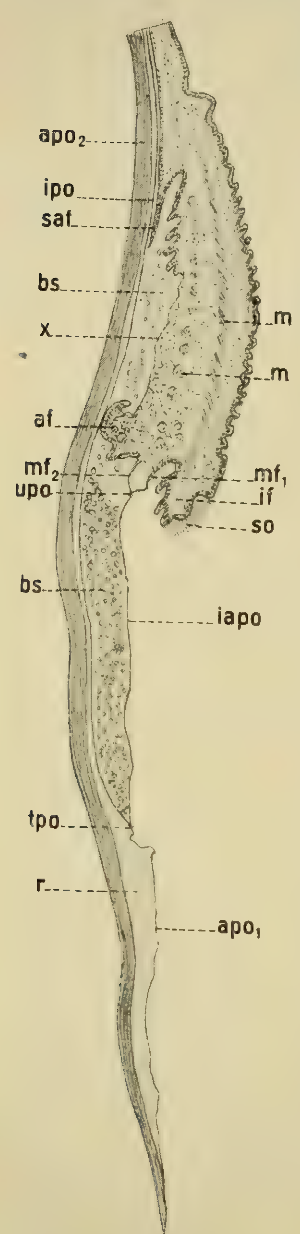
Allgemeine Orientierung des Körpers, Haut und Muskelsystem.

Die allgemeine Orientierung der Organsysteme ist ungefähr dieselbe wie bei Margaritifera vulgaris, wenn sich auch auf Querschnitten die Dinge nicht so gut makroskopisch feststellen lassen. So reicht die hintere Spitze der Kieme nicht über den Hinterrand des Adduktors hinweg, wenn man das Tier nach GROBBEN (1901) so orientiert, daß die obere gerade Kante als Dorsalseite betrachtet wird und also senkrecht zur Transversalebene steht. Es ist somit bei vorliegender Muschel keine so starke Verlängerung der Kiemenspitze nach hinten vorhanden wie bei Avicula hirundo. Eine Loslösung des hinteren Adduktors vom Eingeweidesack durch Bildung einer tiefen Mantelbucht zwischen beiden ist jedoch bei vorliegender Muschel nicht festzustellen, sondern der betreffende Raum ist im wesentlichen vom Perikard ausgefüllt. So fragt sich, ob es richtig ist, wenn man, wie GROBBEN (1901) es zu tun scheint, aus der Tiefe dieser Mantelbucht auf den Betrag der Drehung[1]) des hinteren Körperendes nach ventralwärts und vorn schließt. Vielleicht aber ist das Fehlen der Mantelbucht als primitiver Charakter aufzufassen.

Der Mantel zeigt auf den ersten Blick keine großen Besonderheiten. Er ist am Rande verdickt, und, wie bekannt, bei dieser Gruppe nirgends verwachsen. Er hat die üblichen drei Falten: Außen-, Mittel- und Innenfalte. An der Innenfalte, und zwar an deren innerer Fläche liegt hart am Rand im ganzen Bereich des Mantelrandes — ventral wie dorsal — ein eigenartiges Sinnesorgan (Taf. 18, 19, Fig. 1 u. 5, Textfig. 1 u. 2 *so*.). Lange, wohl starre, an vorliegendem Material recht gut erhaltene Sinneshaare stehen hier auf einem Epithel, dessen Höhe sie durch ihre Länge ungefähr erreichen. Wenn auch keine direkten Neurite nachgewiesen werden konnten, so ist die Natur des fraglichen Gebildes doch über jeden Zweifel erhaben und seine Lage gerade an dieser Stelle ist auch keineswegs unverständlich: es ist eben ein Organ, das zur Prüfung des in die Mantelhöhle eindringenden Atemwassers dient (s. auch unten). Seine gleichmäßige Entwicklung im ganzen Bereich des Mantelrandes ist bei der Gleichförmigkeit

1) Über die Drehung des hinteren Körperendes bei Aviculiden und Tridacnen vgl. auch JACKSON, K. T., 1890, S. 310.

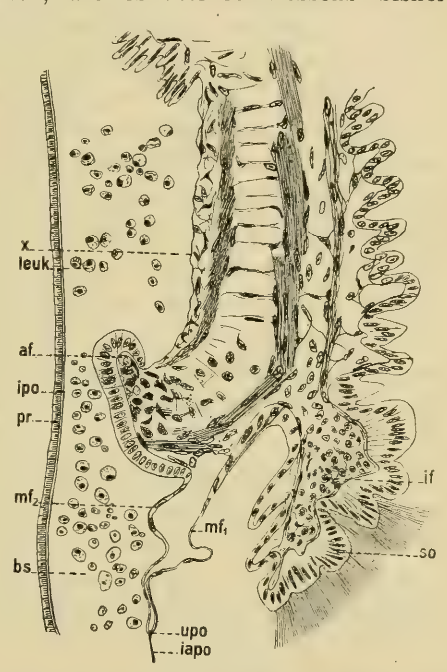
des Mantelrandes und dem Fehlen jeglicher Siphonen doch auch ohne weiteres verständlich. Derartige Sinnesorgane kommen ja auch bei anderen Muscheln an der Innenfläche des Mantels in mannigfacher Ausbildung vor und sie werden von den Autoren gewöhnlich als palliale Sinnesorgane bezeichnet. Die Besonderheit des vorliegenden Organs besteht nun darin, daß es einmal direkt am Mantelrand liegt, daß ihm drüsige Elemente vollkommen fehlen, und daß die Sinneshaare eine so auffallende Länge zeigen. Das Epithel an der Außenfläche der Innenfalte ist erheblich niedriger und mehrfach gefaltet. Ein „Velum" wie es Fischer (1887, S. 952), Herdman und Hornell (1904) und andere bei Meleagrina margaritifera beschrieben haben, ist bei vorliegender Avicula nicht vorhanden. Ein ganz besonderes Aussehen zeigt die Mittelfalte (Fig. 1 u. 2 mf_1, mf_2). Sie bildet eine scharf hervorspringende Leiste, die mit sehr niedrigem Epithel bekleidet ist und innen nur einen mit Flüssigkeit erfüllten Hohlraum fast ohne zellige Elemente aufweist. Das Epithel der Innenseite zeigt außerdem eine streifige, nach der Spitze



Textfig. 1. Stemp. magellanica. Querschnitt durch den Mantelrand. apo_1 äußeres unverdicktes Periostrakum; apo_2 äußeres verdicktes Periostrakum; *ipo* inneres Periostrakum + Prismenschicht (nicht gezeichnet); *saf* sekundäre Außenfalte; *bs* Blutsinus zwischen Mantel und innerem Periostrakum; *x* epithelfreie Zone; *af* Außenfalte; mf_2 äußere Mittelfalte (Bildungsstelle des inneren Periostrakums); mf_1 innere Mittelfalte (Bildungsstelle des äußeren Periostrakums): *upo* Ursprungsstelle des Periostrakums; *tpo* Stelle, wo sich äußeres und inneres Periostrakum wieder trennen; *iapo* inneres + äußeres Periostrakum; *r* Raum zwischen innerem und äußerem Periostrakum; *so* Sinnesorgan der Innenfalte; *if* Innenfalte; *m* Muskelfasern. 90:1.

der Falte zu gerichtete Differenzierung, die am basalen Teil der Falte besonders deutlich ist, zumal das Epithel hier eine etwas

größere Höhe aufweist. Zweifellos ist dieses Epithel die Ursprungsstelle des Periostrakums (Taf. 18, Fig. 1 u. 2, Textfig. 1 u. 2 *upo.*), das an der Spitze der Falte frei wird. Das weitere Verhalten dieses Periostrakums — im höchsten Grade bemerkenswert — soll weiter unten geschildert werden. Die Außenfalte zeigt ein viel höheres Epithel als die Mittelfalte und stellt einen abgerundeten Wulst dar. Da, wo die Außenfalte in die Außenseite des Mantels übergeht, zeigt nun die Oberfläche des Mantels ein höchst merkwürdiges Verhalten, wie es meines Wissens bisher noch bei keiner anderen Muschel, ja, man könnte wohl sagen, bei keinem freilebenden Metazoon beobachtet worden ist: es fehlt hier in einer ziemlich breiten Zone (Taf. 18, 19, Fig. 1, 2 u. 3, Textfig. 1 u. 2 *x.*) jegliche Spur eines Epithels, so daß das subkutane Bindegewebe frei zutage tritt. Ebenso unvermittelt, wie an der Außenseite das Epithel aufgehört hat, fängt es an einer bestimmten Stelle dorsalwärts wieder an (Taf. 18 u. Textfig. 1 u. 2). Nicht weit proximalwärts von dieser Stelle bildet dieses Epithel nun eine zweite Falte, die ich als sekundäre Außenfalte bezeichnen möchte (Taf. 18, Fig. 1 u. Textfig. 1 *saf.*).



Textfig. 2. Stemp. magellanica. Stück eines Querschnittes durch den Mantelrand. *leuk* Leukozyten; *pr* Prismenschicht; übrige Bezeichnung wie in Textfig. 1. 250 : 1.

In direktem Zusammenhang mit diesem eigentümlichen Fehlen des Epithels an der Außenseite des ventralen Mantelrandes steht nun das Vorkommen eines sehr merkwürdigen subperiostrakalen Raumes, der folgendermaßen zustande kommt. Das Periostrakum hängt von seiner vorhin besprochenen Bildungsstätte eine Strecke weit distalwärts herab (Taf. 18, Fig. 1, 2 u. Textfig. 1 u. 2 *iapo.*); dann spaltet es sich in zwei Lamellen (Taf. 18, Fig. 1 u. Textfig. 1 *tpo.*), die ich als inneres und äußeres Periostrakum

bezeichnen will (Textfig. 1 u. 2 *ipo.*, *apo.*). Das innere Periostrakum schlägt sich in einem scharfen Winkel proximalwärts um und verläuft dann bis zur sekundären Außenfalte, um sich von hier an weiter proximalwärts der Außenfläche des Mantels dicht anzulegen. In seinem Verlauf von der Trennungsstelle (*tpo.*) bis zur sekundären Außenfalte bildet es also distalwärts mit dem ursprünglichen Periostrakum (*iapo.*), proximalwärts mit der Mittelfalte, der Außenfalte, der epithellosen Stelle und dem restlichen Epithel der Außenfalte einen großen Raum, jenen oben schon erwähnten, zwischen Periostrakum und Tierkörper gelegenen Sinus. Da derselbe dicht von Leukozyten erfüllt ist, enthält er zweifellos Blutflüssigkeit, und ich habe ihn daher als Blutsack bezeichnet (Taf. 18, Fig. 1 u. 2 u. Textfig. 1 u. 2 *bs.*). Da er überall am Mantelrand, auch an dessen dorsalen Teilen gelegen ist, stellt er ja in Wirklichkeit ein zusammengedrücktes, langgestrecktes Rohr dar, aber sein Aussehen auf den Querschnitten rechtfertigt wohl jenen Ausdruck.

Ich komme nun zu dem äußeren Periostrakum (Textfig. 1 *apo.*). Dasselbe verläuft von der Trennungsstelle (*tpo.*) zunächst weiter distalwärts (apo_1.), biegt dann aber ebenfalls plötzlich in scharfem Knick proximalwärts um, indem es sich sofort sehr stark verdickt (apo_2.). Zwischen diesem dünnen und verdickten Teil liegt ebenfalls ein Raum (Textfig. 1, *r.*), der nicht von Blutflüssigkeit erfüllt ist und auch wohl im Leben des Tieres überhaupt keine Lumen aufweist. Weiter proximalwärts liegt dann das äußere Periostrakum dem inneren Periostrakum dicht an; doch findet sich zwischen beiden eine prismatisch strukturierte Lamelle (Taf. 18, Fig. 1 u. 2 u. Textfig. 2 *pr.*), die an der als *tpo* bezeichneten Stelle distalwärts beginnt und proximalwärts eine unbedeutende Verdickung erfährt: es ist dies jedenfalls der Rest der entkalkten Prismenschicht der Schale, die ja bei den Aviculiden bekanntlich nicht bis an den Außenrand des Periostrakums heranreicht (vgl. Taf. 18 u. Textfig. 8).

Von der sonstigen Histologie des Mantelrandes ist noch zu bemerken, daß er außer Bindegewebe und Nerven eine ziemlich reiche Muskulatur von dorsoventralen und ringförmig verlaufenden Fasern enthält; besonders reichhaltig ist die Muskulatur der Außenfalte entwickelt.

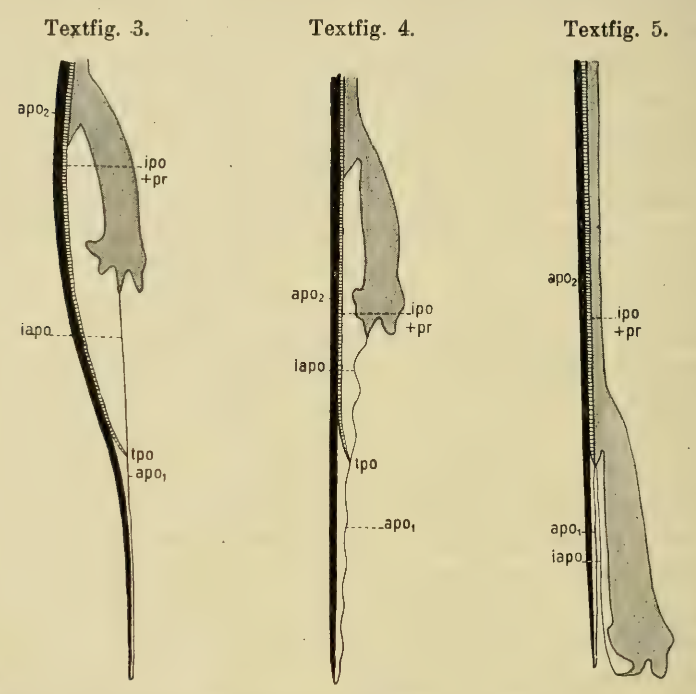
Wie sind nun diese merkwürdigen und meines Wissens bisher einzig dastehenden Vorkommnisse zu deuten?

Zunächst drängt sich ja die Vermutung auf, daß das Fehlen

des Epithels durch schlechte Konservierung bedingt sei. Diese Möglichkeit ist aber nach Lage der Sache vollkommen ausgeschlossen, denn alle Elemente des vorliegenden Materials zeigen eine durchaus tadellose Konservierung. Es sind ferner nicht irgendwelche Reste von zerfallenen Epithelzellen an dieser Stelle aufzufinden, und die Grenzen zu dem benachbarten Epithel sind durchaus scharf. Außerdem wäre es doch auch im höchsten Grade verwunderlich, wenn gerade an dieser einen scharf umschriebenen Stelle des Mantelrandes immer das Epithel zugrunde gegangen wäre. Zum Überfluß habe ich noch ein kleines Stück des Mantelrandes eines anderen Exemplars geschnitten. Wenn auch die Konservierung sehr viel zu wünschen übrig ließ, so zeigte es doch im Prinzip die gleichen Verhältnisse. Es kann sich also nicht um pathologische Bildungen handeln, sondern es muß in dieser epithelfreien Stelle eine normale Eigenschaft des Mantelrandes dieser Muschel erblickt werden, ebenso wie in dem Vorhandensein des großen subperiostalen Blutraumes, der ja auch nur unter der Voraussetzung möglich ist, daß an einer bestimmten epithellosen Stelle Leukozyten aus dem Tierkörper in ihn einwandern. Allerdings ist die Funktion dieses Blutsackes schwer vorstellbar, solange eben nur morphologische Beobachtungen vorliegen. Seiner Lage nach müßte man annehmen, daß er mit der Schalenbildung in irgendwelcher Beziehung steht. Die Kalksalze, welche zum Aufbau der Schale dienen, stammen ja zweifellos aus dem Blut. Aber warum gebraucht gerade die vorliegende Muschel, die sich durch eine dünne Kalkschale auszeichnet, einen so großen Blutraum? Auch für das Verständnis des Schalenwachstums durch Apposition bietet das Vorhandensein dieses Blutraumes recht erhebliche Schwierigkeiten, trennt er doch das verdickte äußere Periostrakum und die Prismenschicht gerade an der Stelle ihres Zuwachses vollkommen von dem epithelbekleideten Gewebe!

Meiner Meinung nach kann man, wenn man diese Dinge auf der Basis der Appositionstheorie erklären will, nur dann zu einer befriedigenden Lösung kommen, wenn man die an vorliegendem konservierten Material beobachteten Lagebeziehungen zwischen Weichkörper und Schale als das auffaßt, was sie doch zweifellos sind, nämlich als das Produkt eines durch die Konservierung bedingten starken Kontraktionszustandes. Rekonstruieren wir uns einmal die Lageverhältnisse zwischen Mantelrand und Schale, wie sie am lebenden Tier vorkommen müssen (vgl. Textfig. 3—5). Der Mantelrand wird, wenn er als Vermittler zwischen Tier und

Außenwelt die ihm zukommende Rolle spielen soll, bis an den Rand der Schale, d. h. bis an die äußerste Kante des ja die Kalkschale weit überragenden Periostrakums (entspricht in Textfig. 1 der Entfernung zwischen *tpo.* und der unteren Spitze der Zeichnung) hervorgeschoben sein (Textfig. 5). Dieses Vorschieben des Mantelrandes erfolgt hier natürlich wie bei allen Muscheln nach Erschlaffung der Muskulatur durch Blutdruck. Bis zu einem gewissen Grade wird wohl dieser Blutdruck vom Herzen aus



Textfig. 3—5. Stemp. magellanica. Schemata für den Mechanismus beim Zurückziehen und Hervortreten des Mantelrandes. Textfig. 3: Rand zurückgezogen. Textfig. 4: intermediäre Stellung. Textfig 5: Rand hervorgestreckt. Übrige Bezeichnungen wie Textfig. 1 und 2.

betätigt; aber bei der großen Entfernung, über die der Mantelrand ja gerade bei der eigentümlichen Schalenbildung der Aviculiden hervorgeschoben werden muß, ist wohl hier ein Sonderschwellungsmechanismus im Mantelrand selbst vonnöten. Ich finde diesen Mechanismus in dem oben erwähnten Blutsack in Verbindung mit der epithellosen Stelle und der Elastizität des überstehenden Periostrakumrandes (vgl. Textfig. 3—5). Wenn nämlich die Muskulatur des Mantelrandes erschlafft, so hört zunächst der Zug

auf, den der Mantelrand mittels seiner Mittelfalte und des daranhängenden Periostrakums (Textfig. 4 *iapo, apo.*) auf die äußerste Kante ausübt — der Zug, der eben bedingt, daß dieses überstehende Periostrakum und der ganze Schalenrand und auch noch ein Teil der äußersten, prismenhaltigen Schalenpartie bei retrahiertem Mantelrand medialwärts eingebogen ist[1]) und so sich dicht an den Rand der anderen Schale anlegt. Es biegt sich also das überstehende Periostrakum und der anliegende Kalkschalenteil nach außen lateralwärts um und nimmt am äußersten Rand eine weniger konkave Lage ein infolge seiner eigenen Elastizität; bleibt aber weiter oben gekrümmt (Textfig. 3), weil ja durch *iapo* vom Mantel aus ein Zug ausgeübt wird. Hört nun die Kontraktion der Adduktoren und diejenige der Mantelrandmuskulatur auf, so ändern sich alle Druck- und Zugkräfte; besonders *iapo* erschlafft (Textfig. 4) und die Folge ist, daß auch die Konkavität der Schale verschwindet. Dadurch wird aber der Blutsinus zusammengepreßt und das Blut durch die epithellose Stelle in den Mantelrand selbst hineingedrückt; dadurch wird dieser geschwellt, d. h. verlängert. Bei dieser Verlängerung nun nimmt er den Anfangsteil des inneren Periostrakums mit, und wenn der Mantelrand sich bis zum Rand des inneren Periostrakums verlängert hat, wird schließlich dieser Anfangsteil des Periostrakums dem als apo_1 in den Figuren bezeichneten Teil dicht anliegen (Textfig. 5). So verschwindet der Blutsack automatisch. Die Außenfalte legt sich also dann der Kante des freien Periostrakums an, während der freie Rand der sekundären Außenfalte eine kleine Verlängerung des Mantelrandes vorausgesetzt — unter die Stelle *tpo.* rückt (Textfig. 5). Es ist nun klar, daß bei dieser, im Leben des Tieres normalen Ruhestellung des Mantelrandes die sekundäre Außenfalte die Zuwachsstelle für die Prismenschicht darstellt, die ja bei *tpo* beginnt, während die eigentliche Außenfalte die plötzliche Verdickung des äußeren Periostrakums hervorbringt. Man könnte allerdings einwenden, daß dann zwischen der Matrix und dem Periostrakum zwei trennende Lamellen liegen, aber diese Lamellen sind ja von einer so extremen Feinheit, daß sie wohl kein Hindernis für die

---

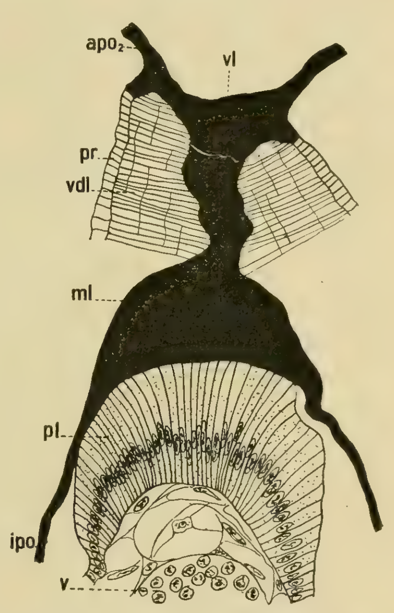
1) Wie Taf. 19, Fig. 9 zeigt, legen sich die überstehenden Periostraca bei vollständigem Schalenschluß eng aneinander, indem sie sich dabei wieder gerade biegen durch den gegenseitigen Druck (in dem Schema der Textfig. 3 berücksichtigt) und man sieht, daß bei geschlossener Schale für die Wölbung hauptsächlich der prismenschichtführende auch noch elastische Schalenrand in Betracht kommt.

Sekretion abgeben dürften. Damit ist also der Zuwachs der Schale durch Apposition wahrscheinlich gemacht. Wenn sich nun der Mantelrand zurückzieht durch Kontraktion seiner starken Muskulatur, so wird sich der oben beschriebene Vorgang umkehren. Der Mantelrand wird durch *iapo* und apo_1 einen Zug auf *tpo* und die Kante ausüben, das überstehende Periostrakum wird sich dann der Gegenseite glatt anlegen, der proximalwärts von *tpo* gelegene Schalenteil wird sich konkav einkrümmen und gleichzeitig wird durch die Verkleinerung des Innenraumes des Mantels das Blut durch die epithellose Stelle x in den sich automatisch erweiternden Blutsack gepreßt. So wird wieder die in Textfig. 3 gezeichnete Stellung erreicht. Wir haben hier also einen richtigen Antagonismus zwischen einem elastischen Element und einem Muskel, der dem Tier Muskelarbeit erspart, wie er in analoger Weise auch zwischen Ligament und Schließmuskel besteht. Der ganze Mechanismus ist gewissermaßen ein Regulator für die schnelle Blutversorgung des Mantelrandes. Der Blutsack dient während der Kontraktion gewissermaßen als Blutreservoir, und ein solches Reservoir ist um so mehr nötig, als bei der Enge des verfügbaren Schalenraumes der überhaupt vorhandene Platz so am besten ausgefüllt wird. Die Vorrichtung hat endlich für das Tier noch die Bedeutung, daß bei Kontraktion des Mantelrandes — etwa bei Gefahr — auch ohne Schluß der Schalenklappen ein vollständiger Schutz erreicht wird.

Sollte nun diese zweckmäßige und sinnreiche Einrichtung auf vorliegende Spezies beschränkt sein? Es ist das nicht anzunehmen, und einige, wenn auch spärliche Angaben in der Literatur lassen auf homologe oder analoge Vorkommnisse bei anderen Muscheln schließen. So hat Felix Müller (1885, S. 213, 214) bei Anodonta eine ganz ähnliche Spaltung des Periostrakums beschrieben, was allerdings von Rassbach (1912, S. 373) neuerdings bestritten wird. Ja, Müller bezeichnet die betreffenden, dadurch eingeschlossenen Räume als Bluträume, ohne allerdings von einer epithellosen Stelle zu sprechen oder sonst den Beweis zu erbringen, daß die Räume wirklich von Blut erfüllt sind. Von einer epithellosen Stelle spricht ebenfalls Thiele (1893, S. 226, 240) bei Arca, und seiner Beschreibung nach würde diese Stelle auch ganz ebenso wie bei vorliegender Muschel gelegen sein. Wenn man aber die Figuren und die Darstellungen Thieles berücksichtigt, so handelt es sich hier doch um etwas ganz anderes als bei meiner Muschel: es ist nämlich einfach ein Haftepithel,

was bei THIELE an der als epithellos angesehenen Stelle vorkommt. Von einem Haftepithel kann aber schon bei vorliegender Muschel deswegen an dieser Stelle nicht die Rede sein, weil sich hier keine Muskeln an die Schale ansetzen, und obendrein gerade an dieser Stelle die Manteloberfläche die Schale gar nicht berührt. Beziehungen zu irgendwelchen Bluträumen hat THIELE nicht festgestellt. Immerhin könnte es sich bei diesen Dingen um homologe Bildungen handeln. Analog sind vielleicht die bei KASPAR (1913, S. 11, 12) beschriebenen Mantelwülste, die allerdings richtige Blutlakunen des Mantels selbst sind, aber doch ähnliche Funktion haben könnten.

Ganz kurz erwähnt soll noch werden, daß ein Siphonalseptum oder sonstige Andeutungen eines Siphonenapparates, wie sie bei Meleagrina vorkommen (vgl. DALL 1895) auch nicht andeutungsweise vorhanden sind.



Textfig. 6. Stemp. magellanica. Querschnitt durch die Rückengegend mit dem mittleren Teile des Ligaments. *vl* vorderes Ligament; *apo*$_2$ äußeres Periostrakum; *pr* Prismenschicht; *vdl* Verdickungsleiste der Prismenschicht; *ml* mittleres Ligament; *pl* pigmentiertes Rückenwulstepithel; *ipo* inneres Periostrakum; *v* Eingeweidemasse (Hoden). 333 : 1.

Das Ligament zeigt ziemlich komplizierte Verhältnisse, die aber von der Norm nicht allzuweit abzuweichen scheinen. Leider war die exakte Feststellung nicht genau möglich, da an dem vorliegenden Exemplar die betreffende Stelle häufig beschädigt und darum die Rekonstruktion nicht einwandfrei möglich war. Doch ließ sich immerhin feststellen, daß in ähnlicher Weise, wie es STEMPELL (1899) für Solemya und andere Muscheln beschrieben hat, ein vorderes, mittleres und hinteres Ligament vorhanden sind, die sich auch färberisch ähnlich verhalten. Doch machte es den Eindruck, als ob das vordere Ligament oberhalb des mittleren mit dem hinteren direkt verbunden wäre. Verdickungsleisten der Prismenschicht, wie sie STEMPELL (1899, S. 112) bei Solemya beschrieben hat, sind auch vorhanden (Textfig. 6 *vdl.*). Sehr merkwürdig ist das Epithel, das den Rückenwulst bekleidet

und das Ligament abscheidet (Textfig. 6 *pl.*). Es sind das ungeheuer hohe und langgestreckte Epithelzellen mit Pigment, die offenbar die Rolle einer Ligamentdrüse spielen.

Fuß und Muskulatur.

Der Fuß ist wie bei allen Aviculiden sehr rudimentär und stellt eine kleine, nach vorn etwas gekrümmte Papille dar. Das Epithel ist im allgemeinen höher als das der Körperwand; es ist bewimpert und enthält spärliche Drüsenzellen. Nur den dorsalen Teil des Fußes erfüllen Teile des Verdauungssystems. Die Pedalganglien liegen ungefähr an der Grenze zwischen Fußinnerem und Körperinnerem. Den größten Teil des eigentlichen Fußinneren nimmt die Byssusdrüse ein. Sie bietet keine erheblichen Besonderheiten. Ihr Ausführungsgang setzt sich in eine an der Ventralseite des Fußes gelegene Rinne fort, die ebenso wie die Byssushöhle zahlreiche subepitheliale, einzellige Drüsenzellen aufweist. Dieselben enthalten massenhaft braune Pigmentkörner. Mehr in der Tiefe liegen große Massen von Drüsenzellen, die kein Pigment enthalten, deren Inhalt sich aber mit Hämatoxylin sehr stark färbt. Nach hinten geht die Rinne in die geräumige Byssushöhle über, deren Epithel etwas niedriger ist. Im übrigen sind auch hier noch beide Sorten von Drüsenzellen vorhanden. An der Hinterwand der Byssushöhle liegt, offenbar in einem vielfach gefalteten Epithel, die Hauptsekretionsstelle des Byssus. Eigentliche Drüsenzellen fehlen hier; dagegen hat das Epithel viele Ähnlichkeit mit einem Haftepithel und setzt sich scheinbar unvermittelt in die Byssussubstanz fort. An der anderen Seite, an der Basis des Epithels, erfolgt der Ansatz des großen Byssusretraktors, der, nach hinten ziehend, sich bald in zwei große seitliche Äste spaltet und sich dicht vor dem hinteren Adduktor seitlich an die Schale ansetzt. Er hat also eine ähnliche Lage wie der Retraktor pedis posterior, den er auch in vorliegendem Falle vertritt.

Die übrige Muskulatur des Fußes ist natürlich nur sehr schwach entwickelt. In der Hauptsache ist eine Hautmuskulatur, von der hier und da einzelne schwache Stränge durch die Eingeweidemasse dorsalwärts und lateralwärts ziehen: die spärlichen Reste der ja bei anderen Muscheln vorhandenen vorderen Retraktoren (die z. B. bei Meleagrina margaritifera [vgl. GROBBEN 1901, S. 488] sehr stark ausgebildet sind), Protraktoren und Ele-

vatoren des Fußes (vgl. STEMPELL 1898, S. 377). Am deutlichsten ist noch entwickelt ein Muskelbündel, das etwas hinter der Mundöffnung aus der Hautmuskulatur entspringt, auf beiden Seiten des Ösophagus dorsalwärts emporsteigt und dann lateralwärts sich an der Rückenseite der Schale ansetzt. Es ist dies jedenfalls der Musculus retractor pedis anterior. Auf der rechten Seite ist er bemerkenswerterweise, der leichten Asymmetrie des Tieres entsprechend, etwas stärker entwickelt als auf der linken.

Der hintere Adductor ist ziemlich groß und liegt so dicht hinter der Ansatzstelle des Byssusretraktors, daß beide Muskeln an dieser Stelle kaum scharf zu trennen sind. Zwei verschiedene Sorten von Muskelfasern, wie sie HERDMAN und HORNELL (1904) bei Meleagrida margaritifera beschreiben, sind nicht nachzuweisen.

An der Ansatzstelle der Muskulatur an die Schale ist ein schönes Haftepithel entwickelt. Dasselbe ist, trotzdem es sich um eine erwachsene Muschel handelt, ähnlich ausgebildet, wie das neuerdings von BRÜCK (1914, S. 558, Fig. 44) gezeichete Haftepithel eines jungen Exemplars von Cyclas cornea, und es zeigt sehr deutlich und in klarer Weise die Verschmelzungsknoten sowie die Drüsenzellen mit ihren Ausführungsgängen. Da eine Perlmutterschicht bei vorliegender Muschel fehlt, so setzt sich das Haftepithel an die von mir oben S. 378 als inneres Periostrakum bezeichnete Lamelle an, die unter der Prismenschicht liegt. Natürlich ist auch an allen anderen Muskelansatzstellen ein gleiches Haftepithel vorhanden.

Ein vorderer Adduktor fehlt.

Verdauungssystem.

Es ist sehr auffallend, daß an Stelle der Mundlappen sich nur ein Paar rudimentärer Leisten finden. Im Hinblick auf das Verhalten der Mundlappen bei Margaritifera vulgaris SCHUM. ist das besonders bemerkenswert, denn gerade diese Muschel ist, wie ja bekannt, und wie ich noch weiter unten auseinandersetzen werde, durch eine sehr starke Entwicklung der Mundlappen ausgezeichnet. Die Mundöffnung ist breitschlitzförmig (in der Textfig. 7 schematisch eingezeichnet) und liegt an der üblichen Stelle. Sie führt in den nach hinten ziehenden, ziemlich weiten Ösophagus.

Der Magen zeigt die typische Form, d. h. er ist sackförmig mit ventraler, in den Darm übergehenden Verlängerung, die man als Magendarm bezeichnen kann. Es münden in ihn auf jeder

Seite die Leber mit einem großen Ausführungsgang[1]). Die Struktur dieser Drüse gleicht im übrigen der von STEMPELL (1898, S. 388) bei Leda sulculata beschriebenen. Durch die Untersuchungen von LIST (1902) und anderen ist ja inzwischen bekannt geworden, daß in den Leberzellen eine phagozytäre Verdauung — wahrscheinlich besonders der Eiweißkörper — stattfindet. Bei vorliegender Muschel liegen nun merkwürdigerweise deutliche, isolierte Leberzellen im Inneren des Magens. Da nicht gut anzunehmen ist, daß sie durch die Konservierung oder Schneidetechnik dahin gelangt sind, dürfte es sich um ein normales Vorkommnis handeln. Man hat also anzunehmen, daß die Leberzellen nach längerem oder kürzerem Funktionieren zugrunde gehen und durch neue ersetzt werden.

Das Magenepithel gleicht im wesentlichen auch dem Magenepithel der Nuculiden. Es setzt sich sehr scharf gegen das viel höhere Ösophagusepithel ab (Textfig. 7). Man muß drei Sorten von Magenepithel unterscheiden: das Wimperepithel (Textfig. 7*fe.*), das Borstenepithel (*be.*) und das Epithel der flèche tricuspide (*ft.*). Das erstere nimmt den ganzen vorderen Teil des Magens und auch die vordere Hälfte des Magendarmes ein. An letzterer Stelle ist es allerdings auffallend niedrig, während seine Höhe in den übrigen Abschnitten des Magens schwankt. Das Borstenepithel gleicht dem zuerst von STEMPELL (1898, S. 387) bei Leda sulculata beschriebenen und gleich gelagerten Epithel. Es findet sich nämlich in dem ventralen hinteren Magenabschnitt, d. h. besonders in der hinteren Hälfte des Magendarmes. Sinneszellen, wie sie in dem von STEMPELL (1911, S. 7, Fig. 6*i.*) publizierten Mikrophotogramm des Borstenepithels von Leda deutlich zu sehen sind, fehlen vollkommen; dagegen zeigt das vorliegende Epithel, das sehr gut konserviert war, prachtvolle Wurzelschöpfe der Wimpern und eine mit Hämatoxylin dunkel gefärbte Cuticula. Es ist also nicht daran zu zweifeln, daß es sich dabei um ein wirkliches Wimperepithel und nicht etwa um starre Borsten handelt. Als Grenze zwischen diesem Borstenepithel und dem niedrigen Wimperepithel der Vorderhälfte des Magendarmes verläuft eine Leiste aus hohen Epithelzellen. Eine gleiche Leiste trennt auch das Borstenepithel scharf von der dritten Art des Magenepithels, die ich oben als Epithel der flèche tricuspide bezeichnet habe.

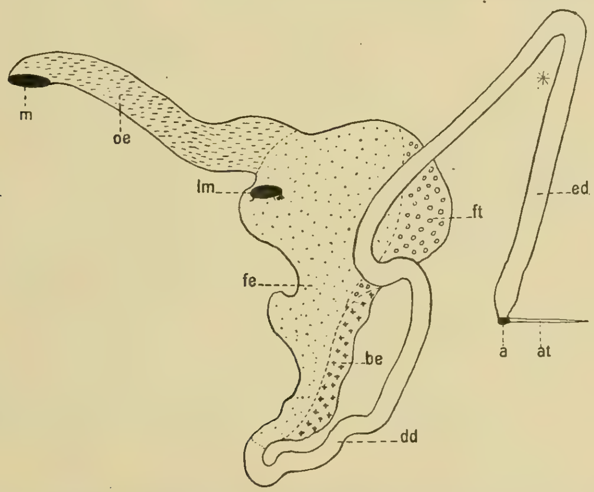
---

1) PELSENEER (1911, S. 25) konstatiert bei Meleagrina margaritifera vier Lebermündungen.

Dasselbe füllt den hinteren dorsalen Abschnitt des Magens aus. Es ist von wechselnder Höhe und stets bekleidet mit einer in Hämatoxylin schwach blau gefärbten, von dem Epithel sezernierten, homogenen Masse, eben der flèche tricuspide.

Ein Kristallstielsack fehlt also vollkommen (vgl. dieselbe Angabe von Pelseneer (1901, S. 25) über Meleagrina margaritifera).

Wie sind nun alle diese Magenabschnitte zu deuten? Vergegenwärtigen wir uns einmal die Verhältnisse, wie sie bei einer höheren Muschel mit Kristallstiel, etwa bei Modiolaria marmorata (List 1902) zu finden sind. Wir haben hier einen zweigeteilten



Textfig. 7. Stemp. magellanica. Verdauungskanal von der linken Seite aus gesehen (Schema). Die verschiedenen Regionen des Magens sind durch Strichelung, Punktierung usw. gekennzeichnet. *m* Mundöffnung; *oe* Ösophagus; *lm* Lebermündung; *dd* Dünndarm; *ed* Enddarm; *a* After; *at* Aftertentakel; ⚹ Stelle des Herzens; *fe* Region des gewöhnlichen Flimmerepithels des Magens; *ft* Region der flèche tricuspide; *be* Region des Borstenepithels. Rekonstruktion nach einer Transversalschnittserie. 30 : 1.

Magendarm, in dessen einer größeren Rinne das Borstenepithel ist, während in der kleineren sich ein auffallend niederes Wimperepithel befindet. Beide Rinnen werden durch Epithelwülste getrennt, die den im Lumen der größeren Rinne liegenden Kristallstiel abscheiden. Der Kristallstiel dient, wie wir seit den Untersuchungen von Mitra (1901) wissen, zum fermentativen Abbau der Kohlehydrate, während die phagozytäre Verdauung der Eiweißkörper in den Leberzellen erfolgt. Ohne Zweifel ist die flèche tricuspide nun ein Homologon und Analogon des Kristallstieles. Das Borstenepithel dient nach manchen Autoren (z. B. Matthias 1914) zur Fortbewegung des Kristallstieles, und im vorliegenden

Fall, wo kein solcher vorhanden ist, wird man wohl annehmen müssen, daß das Borstenepithel in analoger Weise die Fortbewegung der im hinteren dorsalen Magenabschnitt abgeschiedenen flèche tricuspidale dahin übernimmt, wo sie ständig verbraucht und aufgelöst wird, nämlich in den Magendarm. So wird auch die Dicke der Borsten verständlich. Dünne Wimpern würden in der zähen Masse der flèche tricuspide kleben bleiben und jedenfalls nicht imstande sein, sie fortzubewegen, während die borstenförmigen Fortsätze der Viskosität der Kristallstielmasse bzw. der flèche tricuspide gut angepaßt sind.

Vergleichend-anatomisch ist also der Verdauungskanal der vorliegenden Muschel als sehr primitiv aufzufassen, d. h. die flèche tricuspide und der Borstenepithel tragende Magenabschnitt als Vorläufer des Kristallstielsackes der höheren Muscheln. Im übrigen haben bereits Grieser (1912) und Matthias (1914) sich eingehend mit diesen Dingen befaßt, und ich kann mich ihren Ausführungen im allgemeinen im wesentlichen anschließen mit einer Ausnahme: ich kann Matthias (S. 48, 49) nicht zustimmen, wenn er sagt, daß überall da, wo ein Borstenepithel wäre, auch ein Kristallstiel vorhanden sein müsse. Der Magen der vorliegenden Muschel, der ja diese Dinge mit dem Nuculidenmagen gemeinsam hat, ist also als ebenso primitiv aufzufassen wie dieser — was ja auch der sonstigen Stellung der Pseudolamellibranchier im System entspricht.

Der Dünndarm entspringt am Ende des ventralen Magenzipfels aus dessen vorderer Seite, macht eine kleine Schlinge nach vorn, wendet sich aber dann in S-förmiger Biegung (Textfig. 7) auf der rechten Seite des Magens dorsalwärts und nach hinten, wendet sich dann in der Gegend des Herzens und des hinteren Adduktors in scharfem Bogen ventralwärts und etwas nach vorn[1]), indem er sich um das morphologisch ventralwärts von ihm topographisch vor ihm gelegene, in der Mitte stark eingeschnürte Herz, hinten herumlegt.

Weiterhin verläuft er als Enddarm dann an der Hinterseite des Adduktors und macht nur kurz vor der Afteröffnung eine

1) Diese scharfe Biegung des Darms vor dem Herzen ist eine Folge der bei den Aviculiden vorliegenden Verkürzung des Vorderendes und der Herumbiegung des ganzen Hinterendes nach ventralwärts und vorn (vgl. Grobben 1911). Die Knickungsstelle des Darms zeigt also deutlich die Lage der Umbiegungsstelle des Hinterendes an.

kleine Biegung, um hinter der Unterkante des hinteren Adduktors ventralwärts in die Mantelhöhle zu münden. Kurz vor dem After verengt er sich beträchtlich (Taf. 19, Fig. 4) — es ist eine richtige Ampulla recti vorhanden — und die Verengungsstelle um den After ist umgeben von einem dicken, scheinbar vielschichtigem Epithel, das ringförmig das eigentliche Epithel der Afterröhre umgibt (Taf. 19, Fig. 4). Letzteres trägt lange Haare (Taf. 19, Fig. 6), die wie Sinneshaare aussehen, im Gegensatz zu dem flachen, wimperlosen Epithel der von Kotmassen angefüllten Ampulla recti (Taf. 19, Fig. 4 u. 6). Der scheinbar vielzellige Epithelwulst setzt sich nun merkwürdigerweise nach hinten in einen langen, dorsoventralwärts komprimierten, also bandförmigen Strang fort (vgl. Textfig. 7 *at.*).

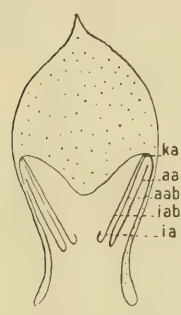
Ob es sich hier um ein Sinnesorgan handelt, etwa um eine Art „Aftertentakel“ zur Abhaltung von Schädigungen von dem ja ziemlich stark exponierten After? Angesichts der langen Sinneshaare in der Afterröhre könnte man wohl an derartiges denken, doch ist mir der Nachweis von Nerven hier nicht gelungen. Bei der Seeperlmuschel soll nach Herdman und Hornell (1904) der After an der Basis eines ohrförmigen „Analprozesses“ münden. — Auch Pelseneer (1911, S. 25) spricht bei Meleagrina von einem „pavillon anale énorme“. — Ich kann ohne Kenntnis der Originalarbeit von Herdman und Hornell, die mir bisher nicht zugänglich war, natürlich nicht entscheiden, wieweit dieser Fortsatz mit dem oben beschriebenen Analtentakel zu vergleichen ist. Auch bei Avicula hirundo scheint etwas Ähnliches vorzukommen, wenigstens bildet Thiele (1889, Fig. 4) am After dieser Art einen ähnlichen Fortsatz ab, ohne ihn aber im Text zu erwähnen.

Die Histologie des übrigen Darmkanals zeigt keine Besonderheiten. Mit Ausnahme der schon erwähnten Ampulla recti ist überall ein Wimperepithel mit eingestreuten Mucindrüsen vorhanden. Eine Typhlosolis ist im Anfangsteil des Dünndarmes nur durch Verdickung des Epithels auf der einen Seite angedeutet.

Die obige Beschreibung zeigt, daß trotz mannigfacher Ähnlichkeiten im Bau des Darmkanals sehr große Unterschiede zwischen der vorliegenden Muschel und Margaritifera vulgaris bestehen, denn nach Herdman und Hornell (1904) kommen bei der Seeperlmuschel starke Faltenbildungen im Magen vor, es sind 11 Lebergänge und ein Kristallstiel vorhanden, und der aufsteigende Schenkel des Darmes enthält eine Typhlosolis.

Respirationssystem.

Eine sehr große Überraschung brachte die Untersuchung der Kiemen. Von vornherein wäre ja anzunehmen gewesen, daß die Kieme dem Pseudolamellibranchiatentypus angehört. Nach dem Aussehen der Schale ist die vorliegende Muschel zweifellos eine Aviculide, und zwar würde sie ungefähr zu der Gattung Meleagrina zu stellen sein, wie das STEMPELL ja auch bei der Neuaufstellung der Art getan hat. Bei einer Meleagrina müßte man nun eine Pseudolamellibranchiatenkieme mit Faltung, Hauptfäden, interfilamentären und interfoliären Verbindungsbrücken erwarten (vgl. RICE 1897 und RIDEWOOD 1903, S. 211). Von alledem ist nichts vorhanden! Die Kieme der vorliegenden Muschel ist vielmehr filibranch, nicht viel höher stehend als etwa die von Anomia. Interfilamentäre Verbindungsbrücken gibt es gar nicht und interfoliäre Verbindungsbrücken sind nur in so spärlicher Anzahl vorhanden, daß man nach ihnen lange suchen muß. Verbindungen der Kiemen mit dem Mantel und untereinander durch Haftwimperleisten und Zilienscheiben, die bei Meleagrina margaritifera eine so große Rolle spielen (vgl. GROBBEN 1901 und HERDMAN und HORNELL 1905), sind auch nicht in Andeutungen vorhanden. Die äußeren Filamente haben einen ab- und einen aufsteigenden Schenkel; den inneren Filamenten dagegen fehlt der aufsteigende Ast fast vollkommen; es ist nur eine kleine Umbiegungsstelle vorhanden (Textfigur 8). So kommt ein filibranchiater Kiementypus zustande, der vielleicht noch primitiver ist als der von Anomia. Allerdings muß man dabei die Einschränkung machen, daß das Fehlen des aufsteigenden Astes am inneren Filament eine sekundäre Rückbildung sein könnte. Zweifellos fällt die vorliegende Muschel durch ihren Kiemenbau aber vollständig aus der Gattung Avicula heraus. Soll man sie nun deswegen zu den Filibranchiern stellen? Wenn man nach dem Buchstaben geht, müßte dies unbedingt geschehen; aber der ganze sonstige Bau der Muschel, besonders der Schale, nähern diese doch so sehr den anderen bekannten Aviculiden, daß es zweifellos natürlicher ist, sie als eine primitive Aviculide aufzufassen, die gewissermaßen in der



Textfig. 8. Stemp. magellanica. Schematischer Querschnitt zur Darstellung des Baues der Kiemen. *ka* Kiemenachse; *aa* äußerer aufsteigender Schenkel; *aab* äußerer absteigender Schenkel; *iab* innerer absteigender Schenkel; *ia* innerer aufsteigender Schenkel.

Mitte zwischen den filibranchiaten Anomiiden und den pseudolamellibranchiaten Aviculiden steht. Wie schon RICE (1897, S. 82) richtig bemerkt hat, kann ja die Kiemenstruktur nicht allein als Grundlage eines Systems gelten. Und es ist darum nur natürlich, wenn für die vorliegende Muschelart eine neue Gattung aufgestellt wird, und ich schlage vor, dieselbe nach dem Entdecker der Art: Stempelleria n. g. zu nennen[1]). Die genauere Charakterisierung der neuen Gattung und ihre Unterschiede von Avicula sollen noch am Schluß dieser Arbeit gegeben werden.

Die Histologie der Kiemen bietet keine Besonderheiten. Zudem waren die Kiemenfäden an dem einzigen vorliegenden Exemplar nicht besonders gut konserviert. Ich sehe daher von einer genaueren Untersuchung ab. Erwähnen will ich nur, daß relativ starke Muskelfasern als Retraktoren in der Kieme zu beobachten sind.

Zirkulationssystem.

Das Herz zeigt auf den ersten Blick die allgemeinen Bauverhältnisse desjenigen der Aviculiden, denn es liegt morphologisch ventralwärts vom Darm (vgl. z. B. PELSENEER 1892); topographisch liegt es allerdings vor dem Darm, da es sich dem letzten Teil desselben, der um den hinteren Adduktor herumbiegt, anlegt. Es nähert sich auch insofern dem zirkumrektalen Herzen anderer Lamellibranchier, als es dem Darm sehr dicht anliegt, also sich in dieser Hinsicht verhält wie das Herz von Meleagrina margaritifera (HERDMAN und HORNELL 1904). Wir haben hier mutatis mutandis ähnliche Verhältnisse wie bei manchen Arcaceen, wo die beiden Herzhälften durch eine dem Darm dicht anliegende Querbrücke miteinander verbunden sind. In der Tat ist das Herz der vorliegenden Muschel auch zweiteilig wie das mancher Arcaceen (vgl. MATTHIAS 1914), denn der Ventrikel besteht aus zwei muskulösen Seitenhälften, die in dem hier sehr geräumigen Perikard

1) Die Gattungsnamen Stempellia und Stempellina sind schon vergeben; der erstere für ein Microsporid: Stempellia Léger und Hesse (Cnidosporidies des larves d'Ephémères; in C. K. Acad. Sc. Paris 1910, Tome CL, p. 411—414); der zweite für eine Chironomide: Stempellina Bause (die Metamorphose der Gattung Tanytarsus; in Arch. f. Hydrobiol. 1913, Suppl.-Bd. II, S. 120). Ob die neue Gattung mit der PFEFFERschen Gattung Philippiella synonym ist, wie man nach einer Bemerkung JAMESONS (1901, S. 393) vielleicht annehmen könnte, läßt sich natürlich ohne genaue Vergleichung der Typen nicht sicher entscheiden.

liegen und die in der Mitte durch ein relativ dünnwandiges, nicht muskulöses Rohr miteinander verbunden sind[1]). Von diesem dünnwandigen Abschnitt entspringt auch eine große Aorta, die ebenso wie jener dem Darm dicht anliegt und ihn auf seinem weiteren Verlauf zum After sinusartig umgibt; es scheint mir dies das einzige aus dem Herzen entspringende Blutgefäß zu sein, denn ich habe ein weiteres nicht mit Sicherheit nachweisen können. Von dieser Aorta entspringen Blutgefäße, die den hinteren Adduktor, dem sie auf ihrem Verlauf nach vorn ventralwärts anliegt, dorsalwärts durchsetzen. Es scheint also, als ob die vorliegende Muschel nur eine einzige Aorta besitzt und sehr primitive Verhältnisse aufweist (Lang 1900, S. 332).

In jede Ventrikelhälfte mündet ein großer, dünnwandiger Vorhof, der in den lateralen Zipfeln des Perikards, die sich dorsalwärts von der Niere erstrecken, gelegen ist.

Eine eigentliche Perikardialdrüse konnte nicht nachgewiesen werden. Zwar ist die Wand des Ventrikels und der Vorhöfe hier und da runzelig und gefaltet, aber nicht drüsig wie im Sinne Grobbens (1888 u. 1901) erwartet werden müßte.

Die dem Darm so stark genäherte Lage und Duplizität hat eine gewisse theoretische Bedeutung, denn da die vorliegende Muschel ja in so vieler Hinsicht primitiver ist als Meleagrina, so war von vornherein zu erwarten, daß das Herz hier dem Darmkanal noch mehr genähert sein müsse als bei Meleagrina und vielleicht ähnlich liege wie bei Avicula tarentina (Ménégaux 1890). Wenn man sich auf den Standpunkt Stempells stellt, wonach das zirkumrektale Herz der Lamellibranchier der ursprüngliche Typus ist (vgl. Lang 1902), so ist ja dieses Verhalten bei der primitiveren Art sehr verständlich. Ich zitiere der Einfachheit halber die betreffende Stelle bei Stempell (1898, S. 392): „Ménégaux (1890) und Pelseneer (1891, S. 253—255), denen sich auch Lang (1894, S. 787) anschließt, sprechen die Meinung aus, daß die dorsale Lage des Herzens, wie wir sie bei Nucula, Arca und Anomia finden, die ursprüngliche sei. Erst später habe, wie Pelseneer ausführt, die mit einer Verkürzung der Längsachse

1) Die Zweiteilung des Ventrikels, die wohl in der Systole noch deutlicher ist als in der Diastole, findet sich nach Ménégaux (1890, S. 23) übrigens auch schon angedeutet an dem Herzen von Meleagrina margaritifera, das eine Furche besitzt, und eine solche ist auch bei vielen anderen Muscheln, z. B. Solemya (Stempell 1899, S. 134), vorhanden.

des Körpers und dem Schwunde des vorderen Adduktors Hand in Hand gehende, mächtigere Entwicklung des hinteren Adduktors die Lage der Kiemen und mit ihr diejenige des Herzens ventralwärts und nach vorn verschoben. So sei das Herz gewissermaßen über den Darm hinweg gewandert, und es bedeute daher der bei den Lamellibranchiaten ja so häufige Fall der zirkumrektalen Lagerung des Herzens nur ein stehen gebliebenes Zwischenstadium, während diejenigen Formen, bei denen das Herz ventralwärts vom Darm liegt (Meleagrina, Ostrea, Toredo), das Endstadium jener Wanderung veranschaulichten. Gegen diese Theorie lassen sich nun verschiedene Gründe geltend machen. Einmal ist es nicht möglich, auf die genannte Weise die Verlagerung der hinteren Aorta von Nucula nucleus an die Ventralseite des Darms zu erklären. Ferner müßte man, wenn jene Hypothese den phylogenetischen Tatsachen entspräche, bei allen den Formen, wo das Herz vom Darm durchbohrt wird, innerhalb des Herzens auch die Darmwand selbst von Herzmuskulatur bekleidet finden —, was aber, wie ich gezeigt habe, bei L. sulculata schon nicht der Fall ist[1]). Fassen wir nun vollends das Verhalten des Herzens von M. chilensis ins Auge, so sehen wir sofort, daß hier, wo doch das Herz ventralwärts vom Enddarm liegt, absolut keine Verkürzung — sondern eher eine Verlängerung — der Längsachse des Tieres und keine stärkere Entwicklung des hinteren Adduktors vorliegt, wie sie doch von Pelseneer für eine ventrale Verlagerung des Herzens zur Voraussetzung gemacht wurde. Im Gegenteil, wir haben ja gerade in M. chilensis eine äußerst primitive und wenig spezialisierte Muschel vor uns, und mit demselben Recht fast, wie Pelseneer auf Grund des Befundes bei Nucula und Arca die dorsale Lage des Herzens als die ursprüngliche ansieht, könnte man auf Grund des Befundes bei M. chilensis die umgekehrte Hypothese aufstellen!" — (vgl. auch Lang 1900, S. 328—331).

Genau das gleiche, was hier über die Nuculiden gesagt ist, gilt auch für die vorliegende Muschel, deren Herzbau also eine Bestätigung der bei den Nuculiden gemachten Erfahrung ist.

---

1) Ich weiß sehr wohl, daß bei vielen anderen Muscheln mit durchbohrtem Herzen tatsächlich eine solche Muskelschicht vorhanden ist; aber alle diese Arten stellen doch zweifellos höher spezialisierte Formen dar als gerade L. sulculata und können daher phylogenetisch nicht mit dem gleichen Rechte in Betracht kommen wie die letztere.

Denn keineswegs kann ja die Verlagerung der Kiemen, die bei Stempelleria ebenso wie bei allen Aviculiden vorhanden ist, noch als Ursache für die infrarektale Lage des Herzens herangezogen werden, da diese Verlagerungen der Kiemen hier schon in vollem Maße stattgefunden haben, und das Herz trotzdem nahe dem Enddarm gelegen ist.

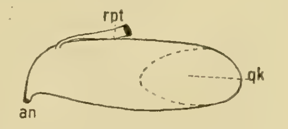
Das Perikard ist ziemlich geräumig. Seine Hauptmasse findet sich zwischen Eingeweidemasse einerseits und Niere bzw. Adduktor andererseits in der hinteren Körperhälfte, und zwar umfaßt es die Eingeweidemasse auch lateralwärts mit zwei ziemlich weit dorsalwärts hinaufreichenden Schenkeln. Diese beiden Schenkel erstrecken sich auch über den Vorderrand des Hauptteiles des Perikards als zwei laterale Zipfel, die oberhalb der Retraktoren liegen, ziemlich weit nach vorn, wo sie erst kurz vor der Nieren-Geschlechtsöffnung aufhören. Das Perikard ist also wesentlich anders gelagert als bei Avicula hirundo und Meleagrina margaritifera, wo es schräg hinten und dorsalwärts vom Eingeweidesack liegt (Grobben 1888 und 1901).

Exkretionssystem.

Die Nieren zeigen einen ziemlich einfachen Bau (vgl. Textfig. 9), sind also jedenfalls sehr viel primitiver als die von Meleagrina margaritifera (Herdman und Hornell 1904), die aus einem drüsigen, spongiösen und einem nichtdrüsigen Abschnitt bestehen. Jede derselben bildet einen langgestreckten Sack, der mit dem der Gegenseite durch eine weite Kommunikation verbunden ist, so daß die Nieren der beiden Seiten zusammen die Gestalt eines U haben. Die äußere Öffnung der Niere in die Mantelhöhle liegt dicht neben der Geschlechtsöffnung in der Magengegend, nahe der Kiemenbasis und lateralwärts vom Retraktor. Von ihr führt ein kurzer enger Gang sofort in den geräumigen Nierensack. Dieser hat in seiner ganzen Länge überall die gleiche Weite. Er legt sich nach hinten um den Retraktor herum, so daß er schließlich medialwärts von demselben zu finden ist. In seinen hintersten Partien begrenzt er ventralwärts das Perikard und erreicht mit seinem Hinterende das Herz. Der Renoperikardialtrichter oder die Nierenspritze ist ein ziemlich langer, etwa trompetenförmiger Gang, der mit etwas weiterer Öffnung im lateralen Vorderzipfel des. Perikards — ungefähr in der Region des hinteren Magenendes und des vorderen Adduktorrandes — beginnt, sich von hier aus der Niere dorsalwärts dicht anlegend bis nahe

an das Vorderende der Niere erstreckt, um hier, etwas medialwärts, in den Nierensack zu münden. In seiner ganzen Ausdehnung ist er mit den typischen langen Wimpern ausgekleidet.

Die theoretische Beurteilung der Niere stößt bei dem so mannigfaltigen und wechselnden Verhalten dieses Organs bei den Lamellibranchiaten auf die größten Schwierigkeiten. Ich stelle zunächst einmal die Unterschiede der Niere vorliegender Form und derjenigen der anderen Aviculiden zusammen, wobei ich die Untersuchungen von GROBBEN (1901) und ODHNER (1912) zugrunde lege. Bei den anderen bisher untersuchten Aviculiden ist nur ein k u r z e r Wimpertrichter vorhanden, ferner liegt die äußere Nierenöffnung n i c h t am vordersten Ende des Organs, sondern etwa in dessen Mitte; endlich ist die Querkommunikation zwischen den Nieren beider Seiten nur sehr eng. Bei Stempelleria dagegen haben wir einen langen Wimpertrichter, eine ganz vorn gelegene äußere Öffnung und eine weite Querkommunikation.



Textfig. 9. Stemp. magellanica. Linke Niere von der Seite aus gesehen (schematisch). *rpt* Renoperikardialtrichter; *qk* Querkommunikation; *an* äußere Nierenöffnung. Rekonstruktion nach einer Transversalschnittserie. 30:1.

So groß diese Unterschiede auch sind, so scheinen sie mir doch nicht bedeutend genug zu sein, um darauf tiefgreifende theoretische Erörterungen aufzubauen. Am wichtigsten wäre noch die Verschiedenheit der Querkommunikation, aus der ja eventuell darauf zu schließen wäre, daß die vorliegende Muschel weniger primitiv sei als die übrigen Aviculiden. Aber auch hier scheint es mir bedenklich zu sein, sich auf irgendeine These festzulegen.

Als STEMPELL die Protobranchier untersuchte (1898 u. 1899), fand er merkwürdigerweise bei beiden Gruppen derselben, den Nuculiden und Solemyiden, ganz abweichende Verhältnisse in dem Bau der Nieren. Denn bei den Nuculiden lagen äußere und innere Öffnung der Nieren am hinteren Ende des Organs, während sie bei den Solemyiden umgekehrt am vorderen Ende zu finden waren. Er sucht das Dilemma dadurch zu lösen, daß er beide Typen als sekundär abgeleitet annimmt. Er sagt: „Wir hätten also in diesem Falle als gemeinschaftliche Urform der Protobranchierniere einen einfachen, in der Mitte vielleicht ampullenförmig erweiterten Verbindungsgang zwischen Perikard und Außenwelt anzunehmen. Von einem derartigen Standpunkt aus würde

folglich weder die Nuculidenniere noch die Solemyidenniere als die eigentlich ursprüngliche Nierenform zu betrachten sein, sondern beide erscheinen nur als verschiedenartige, aber immerhin ziemlich gleichwertige Differenzierungen ein und desselben Grundschemas" (1899, S. 143). Nimmt man diese Ansicht an, so würde die von mir untersuchte Niere sich als eine sehr ursprüngliche darstellen. ODHNER, der ja über ein sehr viel größeres Untersuchungsmaterial verfügt, will (1912, S. 356) als Grundtypus der Niere eine solche mit nach hinten gerichteten Mündungen annehmen, und er konstruiert S. 359 ein kompliziertes Schema, wonach die Ausbildung der anderen Stadien stattgefunden haben könnte. Ich kann ihm hier nicht bis in die Einzelheiten seiner Darlegungen folgen; aber es scheint mir, daß man sich vor zu weit gehenden Spekulationen auf diesem Gebiet hüten muß, zumal ja gerade aus den Untersuchungen ODHNERS hervorgeht, wie ungeheuer vielfältig dieses Organ in der Gruppe der Muscheln ausgebildet ist, und wie bei den Vertretern derselben Gruppe oft primitive Merkmale mit hoch differenzierten abwechseln.

Genitalsystem.

Das vorliegende Exemplar war ein Männchen, Andeutungen von weiblichen Geschlechtsorganen konnten nicht gefunden werden, so daß Hermaphroditismus wohl ausgeschlossen ist. Dagegen sind die männlichen Keimdrüsen in voller Ausbildung. Ihre Drüsenlappen, in denen man alle Stadien der Spermatogenese feststellen kann, erstrecken sich überall zwischen die Leberschläuche und die anderen Organe und übertreffen diese bedeutend an Volumen.

Die Form der Spermatozoen konnte an den Schnitten nicht ganz einwandfrei festgestellt werden, doch schien es, als ob ein langgestreckter Kopfteil vorhanden sei.

Das Vas deferens zieht an der Seitenwand des Körpers dicht an der Kiemenbasis, nach hinten und ist besonders in seinem Endteil stark aufgeknäuelt; sein mittelhohes Epithel ist dicht erfüllt von bräunlichen Pigmentkörnern. Seine äußere Öffnung liegt auf einer Papille neben der Nierenöffnung.

Gonoperikardialgänge im Sinne STEMPELLS (1898, S. 399) konnten nicht aufgefunden werden. Ihr Vorhandensein ist ja auch bei dieser Gruppe von vornherein unwahrscheinlich.

Nervensystem.

Die Untersuchung des Nervensystems bereitete bei der Kleinheit der Muschel einige Schwierigkeit und mußte, wie schon in

der Einleitung gesagt wurde, ergänzt werden durch Untersuchungen an Margaritifera vulgaris SCHUM. Immerhin konnte folgendes gesehen werden (vgl. Textfig. 10):

Die beiden Cerebropleuralganglien (*cplg*) liegen, weit getrennt, ungefähr symmetrisch lateralwärts und etwas nach vorn vom Ösophagus. Sie lassen keine deutliche Trennung der cerebralen und pleuralen Ganglien erkennen.

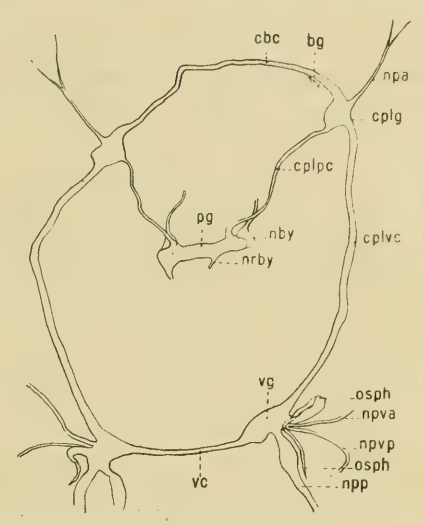
Von dem Cerebropleuralganglion entspringen:

1. Die Cerebropleuralkommissur (*cbc*).

2. Der Nervus pallialis anterior (*npa*). Von diesem entspringt ein kleiner Nerv, der seiner Lage nach vielleicht als Nerv des vorderen Adduktors anzusehen ist.

3. Das Cerebropleuropedalkonnektiv (*cplpc*).

4. Das Cerebropleuroviszeralkonnektiv (*cplvc*). Dasselbe verläuft als ziemlich starker Strang an der üblichen Stelle nach hinten zu den Viszeralganglion.



Textfig. 10. Stemp. magellanica. Nervensystem von dorsalwärts aus gesehen. *cbc* Cerebralkommissur; *bg* Buccalganglion; *npa* Nervus pallialis anterior; *cplg* Cerebropleuralganglion; *cplpc* Cerebropleuropedalkonnektiv; *pg* Pedalganglion; *nby* Nervus byssi; *nrby* Nervus retractor byssi; *cplvc* Cerebropleuroviszeralkonnektiv; *vg* Viszeralganglion; *vc* Viszeralkommissur; *osph* Osphradium; *npva* Nervus pallialis ventralis anterior; *npvp* Nervus pallialis ventralis posterior; *npp* Nervus pallialis posterior. Rekonstruktion nach einer Transversalschnittserie. 30 : 1.

Die Pedalganglien (*pg*) sind oberhalb der Byssusdrüse gelegen und im Verhältnis zu dem ja nur rudimentären Fuß von auffallender Größe. Es hängt das wohl damit zusammen, daß sie, wie aus den abgehenden Nerven erhellt, bei der Innervation des Byssusapparates eine erhebliche Rolle spielen. Die Pedalganglien selbst stellen eine einheitliche, querverlaufende Ganglienmasse dar ohne deutliche Ausbildung einer Kommissur bzw. Absetzung der beiden Ganglien.

Zur Erklärung dieses Verhaltens gibt es zwei Möglichkeiten. Entweder liegt der Fall so, daß die beiderseitigen Ganglienmassen vollkommen unter Verschwinden der Kommissur verschmolzen sind und später rückgebildet wurden, so daß man jetzt keine abgesetzten

Massen mehr sieht; oder aber die beiden Ganglien sind schon in phylogenetisch früheren Stadien zu einer einheitlichen, etwa kugeligen Masse verschmolzen, die dann später in transversaler Richtung in die Länge gezogen wurde. Diese Verlängerung wieder kann durch die starke Ausbildung des Byssus einerseits und die reiche Entwicklung der Geschlechtsdrüsen andererseits hervorgebracht sein. Welche von beiden Annahmen zutrifft, läßt sich natürlich nicht mit Sicherheit sagen, doch hat die zweite deswegen mehr für sich, weil von einer Rudimentation der Ganglien in vorliegendem Falle nicht viel zu merken ist, dieselben vielmehr eine relativ starke Entwicklung aufweisen (s. oben).

Vom Pedalganglion entspringen an größeren Nerven jederseits;

1. Ein nach vorn verlaufender Nerv, den ich als Nervus byssi (*nby*) bezeichnet habe, weil ich annehme, daß er in der Hauptsache die Byssusdrüse versorgt.

2. Ein lateralwärts und hinten entspringender Nerv, der zum Byssusretraktor geht, und den ich deshalb als Nervus retractoris byssi auffasse (*nrby*).

Die Viszeralganglien (*vg*) sind auffallend weit voneinander entfernt und durch eine lange Kommissur (*vc*) miteinander verbunden. Sie verhalten sich also ähnlich wie die von Avicula hirundo (vgl. Poli 1791, Vol. II, Taf. XXXII, Fig. 18 *r*., wo sie als „vaisseaux lactés“ bezeichnet werden). Sie liegen am Vorderrande des Adduktors diesem dicht an. Es entspringen aus jedem Ganglion:

1. Das Osphradium (*osph*). Es kommt, wie gewöhnlich, mit breiter Basis lateralwärts aus dem Ganglion und zieht sich als markstrangähnliches Ganglion weit durch die Kiemenbasis hin, wobei es scharf nach hinten umbiegt.

2. Lateralwärts ein Nerv, der ventralwärts zum Mantel geht, und den ich als Nervus pallialis ventralis anterior (*npva*) bezeichnen möchte.

3. Ein ähnlicher, dicht dahinter gelegener Nerv, den ich Nervus pallialis ventralis posterior (*npvp*) nenne.

4. Der eigentliche, sehr starke Nervus pallialis posterior (*npp*), der jedenfalls mit dem Nervus pallialis anterior den Mantelrandringnerv bildet.

Ein besonderes buccales Nervensystem habe ich mit Sicherheit nicht nachweisen können. Zwar liegt dicht medialwärts vor dem Cerebralganglion ein nur auf der rechten Seite erkennbares, kleines Ganglion (*bg*), das vielleicht das Buccalganglion sein könnte; doch war eine subösophageale Kommissur nicht aufzufinden, weil

das Objekt zu klein war. Ich zweifle jedoch nicht daran, daß auch hier ein buccales Nervensystem vorhanden ist und verweise im übrigen auf meine unten wiedergegebenen eingehenden Untersuchungen desselben bei Margaritifera vulgaris.

Alles in allem genommen, zeigt das Nervensystem der vorliegenden Muschel einen primitiven Charakter, der sich in der auffallenden Dicke aller Konnektive und vielleicht auch in der weit getrennten Lage der Viszeralganglien kundgibt.

Mit diesen primitiven Merkmalen sind, wie so häufig beim Nervensystem, sekundäre gemischt, wie man besonders an den Pedalganglien sieht.

Sinnesorgane.

Die als Otocysten, richtiger als Statocysten oder Seismocysten (Stempell und Koch 1916, S. 426) zu bezeichnenden Sinnesorgane, liegen wie gewöhnlich dorsolateral vom Pedalganglion, und zwar nicht weit davon entfernt. Auf den Schnitten erscheinen sie nicht kugelig, sondern dorsoventral zusammengedrückt; doch kann dieses an der Präparationstechnik oder auch daran liegen, daß die Geschlechtsorgane bei vorliegender Art so stark entwickelt sind. Im Hohlraum der Statocysten finden sich mehrere, bräunlich gefärbte, konzentrisch geschichtete, kugelige Statolithe. In dieser Hinsicht liegen also dieselben Verhältnisse vor wie bei Meleagrina margaritifera (Herdman und Hornell 1904). Es ist von besonderem Interesse, daß dieselben einmal zwei verschiedenen Größenordnungen angehören, und daß ihre Gesamtzahl auf der linken Seite größer ist als auf der rechten. Es finden sich nämlich in der linken Statocyste im ganzen 11 Statolithe, und zwar sieben von der größeren und vier von der kleineren Sorte; in der rechten Statocyste dagegen haben wir nur neun Statolithe, fünf größere und vier kleinere. Dieses Verhalten ist zweifellos durch die geringe Asymmetrie der Muschel zu erklären, die wieder ihre Ursache darin hat, daß bei der Lage des Tieres die eine Seite dauernd nach unten, die andere dauernd nach oben gerichtet ist. von Buddenbrock (1915) hat ja bei Pekten dasselbe und sogar einen verschiedenen Bau der Statocysten festgestellt. Wenn die Statocystenwand bei vorliegender Muschel auch nicht genau untersuchbar ist, so ist doch schon das verschiedene zahlenmäßige Verhalten der vorhandenen Statolithe eine Bestätigung der Richtigkeit seiner Befunde.

Es ist ja auch klar, daß Stempelleria, die mit ihrem rudimentären Fuß ja nicht im Sande graben kann, sondern sich mit

ihrem Byssus irgendwo festsetzt, infolge der flachen Gestalt ihrer Schale auf die Seite fallen muß, so daß ihre Medianebene nicht mehr senkrecht zur Unterlage steht. Die Folge wird natürlich eine nur leichte Asymmetrie des Körpers sein müssen, die vielleicht äußerlich noch gar nicht erkennbar, doch schon in kleinen Unterschieden der inneren Organe hervortritt. So liegt der Fall offenbar bei vorliegender Muschel. Man kann zwar äußerlich an den Schalenklappen von einer Asymmetrie noch nichts sehen (vgl. Stempell 1899, S. 230 und Fig. 15). Aber wir haben ja schon an verschiedenen inneren Organen (z. B. vorderer Retraktor, rechte Lagerung der Darmschlingen usw.) gesehen, daß kleine Unterschiede zwischen der linken und rechten Seite vorhanden sind. Wenn man daraus nun auch nicht folgern kann, auf welcher Seite das Tier normalerweise liegt, so geht doch eines mit großer Sicherheit aus diesen Beobachtungen hervor: daß es nämlich immer auf ein und derselben Seite liegt. Dafür ist nun der Befund an den Statocysten eine willkommene Bestätigung; denn gerade diese Organe haben ja zweifellos außer seismischen Funktionen die Aufgabe, die vielfältigen Beziehungen des Tieres zur Richtung der Schwerkraft zu regeln. Auch in dieser Hinsicht erweist sich also die vorliegende Muschel primitiver als Meleagrina margaritifera, bei der eine größere Asymmetrie der Schalenklappen vorhanden ist und bei der daher auch größere Unterschiede in den Statocysten vorausgesetzt werden dürfen.

Ein weiteres Merkmal primitiver Organisation der Statozysten, der Statocystengang, ist bei Stempelleria auch vorhanden. Allerdings besteht er nur in einem rudimentären Gang, der von der Statocyste lateralwärts zur Körperseite führt. Daß er als eigentlicher Gang nicht mehr funktioniert, ergibt sich ohne weiteres daraus, daß in der Statocyste echte, vom Epithel abgeschiedene Statolithe vorhanden sind.

Das Osphradium liegt gewöhnlich in der Kiemenachse als Verdickung des dort verlaufenden Kiemennerven. Soweit ich feststellen konnte, zeigt es eine Asymmetrie insofern, als auf der rechten Seite der betreffende Nerv einen scharfen Knick nach hinten macht und auch stärker ausgebildet ist als auf der linken, wo er sich gerade nach hinten erstreckt (Textfig. 10 *osph*). Hier (links) setzt sich vom Hinterende der Kiemenachse aus an der Unterseite des Adduktors ein Sinneswulst bis zum After hin fort. Auch auf der rechten Seite findet sich ein solcher bis zum After hinziehender Wulst; doch ist er hier stärker entwickelt und ist

durch einen Zwischenraum von dem Hinterende der Kiemenbasis getrennt. Es ist so gut wie sicher, daß es sich dabei um die von THIELE (1887 u. 1889) beschriebenen abdominalen Sinnesorgane handelt, die dieser Autor ja auch bei den Aviculiden gefunden hat, und zwar ist von besonderem Interesse, daß auch THIELE (1889, S. 49) bei Avicula hirundo das rechte viel größer gefunden hat als das linke (vgl. auch HERDMAN und HORNELL 1904).

Palliale Sinnesorgane.

Als palliales Sinnesorgan kommt zunächst nur das oben bei der Beschreibung des Mantelrandes erwähnte und abgebildete Organ in Frage (Taf. 18, 19, Fig. 1, 5 und Textfig. 1, 2*so*). Wir sahen dort, daß es aus einem kleinen Wulst hoher Epithelzellen ohne drüsige Elemente besteht, der sehr lange Sinneshaare aufwies. Zweifellos dient es zur Prüfung des Atemwassers. Und man kann sich auch vorstellen, daß es in nahen Beziehungen steht zu dem im Mantelrand liegenden komplizierten Apparat, den ich oben beschrieben habe; wenigstens wird dadurch verständlich, daß gerade bei Stempelleria sich am ganzen Mantelrand ein so ausgedehntes Sinnesorgan findet, wie es bei anderen Muscheln nicht vorkommt.

Zu den Sinnesorganen des Mantels ist dann ferner noch zu rechnen ein eigenartiges Sinnesorgan, das in der Ecke zwischen Kiemenbasis und Mantel liegt. Es ist hier auf weite Strecken hin das Epithel der Mantelinnenfläche als auch dasjenige der Außenseite der Kiemenachse stark erhöht. Eine deutliche Cuticula und lange Sinneshaare lassen im Verein mit jener Eigenschaft wohl mit einiger Sicherheit auf sensorielle Funktionen schließen. Nach vorn hin geht dieses Sinnesepithel direkt in ein gleichartiges Epithel über, das zwischen den beiden, die Reste der Mundlappen darstellenden Wülsten liegt und sich bis zur Mundöffnung hin erstreckt. Das oben beschriebene Kiemenachsensinnesorgan ist also gewissermaßen die hintere Fortsetzung, oder besser gesagt, der Anfang des Sinnesepithels der Mundlappen; es dient zur Prüfung des Wassers, das die Kiemen gebadet hat und nun, noch mit Nahrungspartikeln beladen, der Mundöffnung zugeführt wird.

Lichtsinnesorgane.

Auffallenderweise finden sich nun in dem eben beschriebenen Epithel, an der Basis der Kiemenachse, in dem gegenüberliegenden Mantelepithel, aber auch überall im Epithel der Kiemen vereinzelte

Zellen, deren Inhalt in den Hämatoxylinpräparaten dunkelviolett und sehr fein gekörnelt erscheint. Es läßt sich daher nicht mit Sicherheit entscheiden, ob es sich hier um Mucindrüsen oder etwa um Pigmentzellen handelt, die eine Lichtempfindlichkeit des Tieres vermitteln. Bei der Dünnheit der Schale wäre eine solche Funktion ja wohl möglich.

Deutlich verschieden aber von diesen Gebilden sind die an der Außenseite der vorderen Kiemenachse, etwa in der Transversalebene der Einmündung des Ösophagus in den Magen, gelegenen rudimentären Kopfaugen. Das Kopfauge ist ein becherförmiges, im Epithel gelegenes Gebilde von etwa 30 μ Durchmesser, dessen Zellen von bräunlichen, gleichgroßen, ziemlich groben Pigmentkörnern erfüllt sind. Es entspricht zweifellos dem zuerst von Pelseneer (1898) bei Mytilus, Avicula usw. gefundenen und auch hier vorn an der Kiemenbasis gelegenen, rudimentären Lichtsinnesorganen. Mit absoluter Sicherheit ließ sich ein solches nur auf der linken Seite nachweisen, während sein Vorhandensein auf der rechten Seite weniger deutlich war. Es stimmt dies sehr schön zu den Angaben von Pelseneer, nach dem (1911, S. 25) bei manchen Meleagrinen und Aviculiden die Kopfaugen immer nur auf der linken Seite entwickelt sind.

Entanales Sinnesorgan und Aftertentakel.

Als entanales Sinnesorgan möchte ich das eigentümliche, oben beschriebene Sinnesepithel bezeichnen, daß sich in der kurzen Afterröhre findet (Taf. 19, Fig. 6), und das ich weiter oben ja schon beschrieben habe. Wahrscheinlich steht zu ihm in Beziehung der rätselhafte, ebenfalls oben schon beschriebene Anhang des äußeren Afterepithels, den ich als Aftertentakel bezeichnet habe (Textfig. 7 *at*).

Ohne physiologische Versuche läßt sich natürlich nichts Sicheres über ihre Funktion aussagen.

Systematische Bemerkungen.

Als Stempell (1899, S. 230) für die vorliegende Muschel die neue Art Avicula (Meleagrina) magellanica aufstellte, sagte er: „Wenn auch einige Merkmale (geringe Ausbildung der Ohren, Fehlen des Perlmutterglanzes u. a.) der vorliegenden eigenartigen Spezies eine gewisse Sonderstellung unter den Meleagrinen geben, so glaube ich doch, daß genügend gemeinsame Züge vorhanden sind, um die Unterbringung in diesem Subgenus zu rechtfertigen.“

Nach der rein konchyliologischen Untersuchung der Schale war er zweifellos zu dieser Annahme berechtigt. Aber wie es sich schon so oft bei anatomischer Untersuchung einer Muschel gezeigt hat, so genügte auch hier für die endgültige Einordnung in das System keineswegs die bloß konchyliologische Untersuchung. Wie ich oben bei der Beschreibung der Kiemen bemerkt habe, erfordern die Ergebnisse der anatomischen Untersuchung zweifellos die Aufstellung einer neuen Gattung für die vorliegende Muschel, und ich habe ja dort schon bereits den Namen Stempelleria für sie vorgeschlagen. Der Einfachheit halber gebe ich hier die systematische Diagnose wieder, die sich bei STEMPELL a. a. O. findet und lasse dann meine Ergänzungen folgen.

STEMPELL beschreibt sie folgendermaßen (vgl. Taf. 19, Fig. 7—9): „Schale rund, wenig höher als lang, mit konkaver Einbuchtung vor den Wirbeln, zusammengedrückt, gleichklappig, verhältnismäßig dickwandig, Rand nicht weit vor dem Wirbel zum Austritt des Byssus innen leicht ausgehöhlt, sonst glatt, vorderes Ohr fehlend, hinteres nur durch einen stumpfen Winkel des hinteren Dorsalrandes angedeutet, Periostrakum hyalin, hellgelb bis hellbraun, zuweilen mit dunkelbraunen, konzentrischen Binden, an den Wirbeln meist abgerieben, überragt den Rand der Kalkschale ventralwärts um 1,5—2 mm, Außenfläche der Kalkschale mit radiären Rippen, die nach dem Rande zu am deutlichsten sind und sich auf das überstehende Periostrakum als Falten fortsetzen, Wirbel wenig hervortretend, dicht am dorsalen Schalenrande gelegen und hier hinter der vorderen Randeinbuchtung eine scharfe Ecke bildend, Innenseite der Schale bläulich-weiß, fast gar nicht perlmutterglänzend, mit deutlichen konzentrischen Wülsten, Muskeleindruck undeutlich, etwas hinter der Schalenmitte, Schloß ohne Zähne, Ligamentknorpel halb innerlich, langgestreckt, dicht unter dem Wirbel beginnend. Dicke: 3,5—4 mm, Höhe (mit überstehendem Periostrakum): 9—11 mm, Länge: 8,5—10 mm.“ Dazu würde nun noch folgendes kommen, was die neue Gattung rechtfertigt: Äußere Gleichklappigkeit bei geringerer innerer Asymmetrie (vorderer Retraktor, Statocysten), keine Perlmutterschicht, Mantelbucht zwischen hinterem Adduktor und Körpermasse fehlend; Blutsack an der Außenfalte des Mantelrandes und Mantelrandsinnesorgane; Mundlappen verkümmert; kein Velum am Mantelrand; jederseits ein Lebergang; kein Kristallstiel; keine Typhlosolis; Nieren einfach sackförmig, ohne spongiösen Abschnitt; Herzventrikel zweigeteilt mit mittlerem Verbindungsstück, dem Darm

ventralwärts anliegend; rudimentäre Kopfaugen an der Kiemenbasis; Kiemen filibranch und ungefaltet, keine Haftwimperleisten.

Somit müßte die vorliegende Gattung überhaupt zu den Filibranchiaten und nicht zu den Pseudolamellibranchiaten zu stellen sein, wenn man nach Pelseneer allein den Bau der Kiemen als systematisches Merkmal gelten läßt. Da aber eine sehr große Menge von Merkmalen, wie das Verhalten des überstehenden Periostrakums, die Ausbildung der Ohren der Schalen und die ganze Gestalt der Schale überhaupt die vorliegende Muschel als eine Aviculide erscheinen läßt[1]), entspräche es wohl nicht einer natürlichen Klassifikation, wenn man sie der Kiemen wegen von dieser Gruppe trennte und in einer anderen Ordnung unterbrächte. Wieder einmal ein Beispiel dafür, daß man sich vor einseitiger Klassifikation zu hüten hat!

Das cerebrale und buccale Nervensystem von Margaritifera vulgaris Schum.

Das cerebrale Nervensystem.

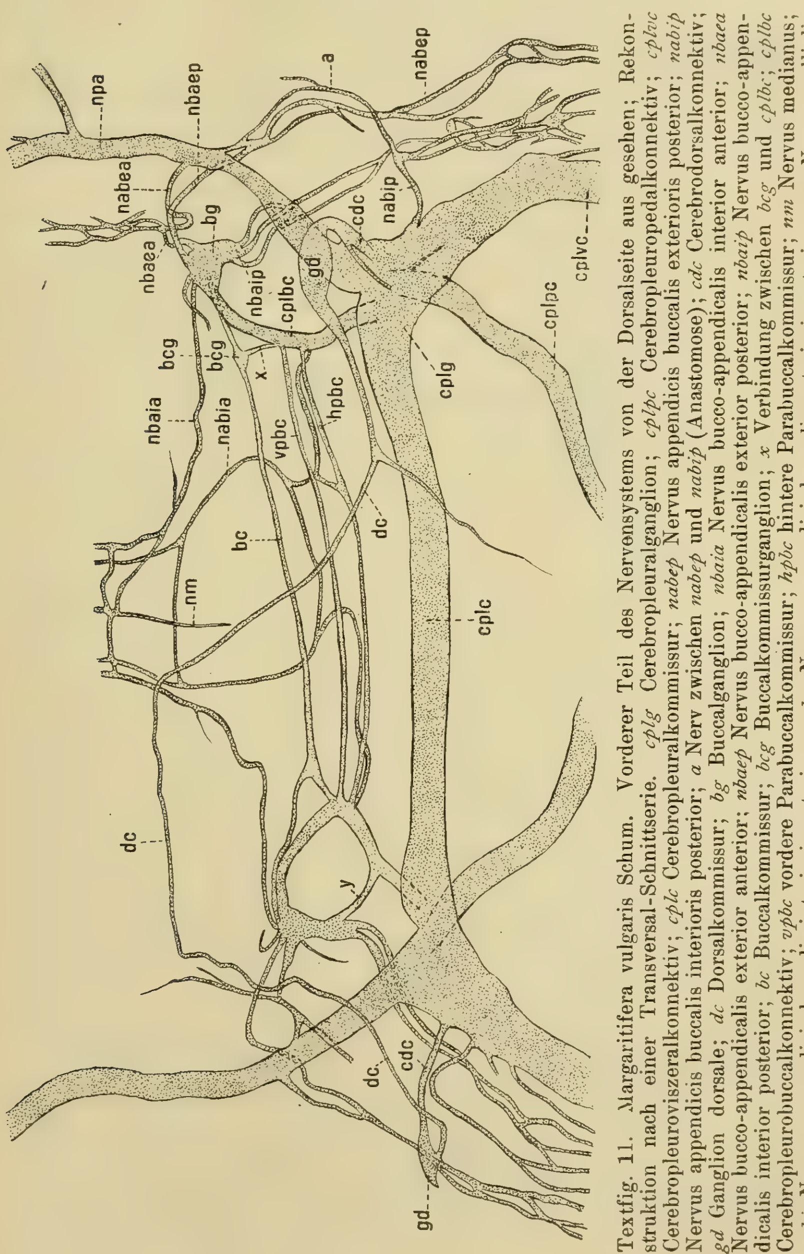
Wie schon in der Einleitung und bei Beschreibung des Nervensystems der Stempelleria bemerkt wurde, habe ich zur Ergänzung der Untersuchung des Nervensystems der Aviculiden, die bei Stempelleria nicht genau durchgeführt werden konnte, auch noch das cerebrale und buccale Nervensystem von Margaritifera vulgaris untersucht. Ich gebe im nachfolgenden das Resultat dieser Feststellungen (vgl. Textfig. 11).

Die etwa 1 mm[2]) langen und 0,5 mm breiten Cerebropleuralganglien (*cplg*) bilden äußerlich eine einheitliche Masse wie bei den meisten höheren Lamellibranchiaten. Aber bei Betrachtung der Schnitte kann man doch leicht feststellen, daß die äußerlich einheitliche Ganglienmasse jederseits aus zwei Zentren besteht, deren Grenzen sich durch hervorspringende Leisten der Ganglienzellenrindensubstanz recht deutlich markieren. Es ist nämlich ein dorsalwärts und nach vorn gelegenes Cerebralzentrum und ein mehr lateralwärts und nach hinten gelegenes Pleuralzentrum vor-

1) Ich halte es auch für voreilig, wenn Grobben (1901) den allgemeinen Satz aufstellt, daß alle Aviculiden eine Mantelbucht, eine Verbindung der Kiemen untereinander und Haftwimperleisten besäßen.

2) Die Maße beziehen sich natürlich nur auf das von mir untersuchte, etwa mittelgroße Exemplar.

handen; — wieder ein Beweis dafür, daß die Pseudolamellibranchiaten doch noch ziemlich primitive Bauverhältnisse bewahrt haben. Daß es sich in der Tat um echte cerebrale und pleurale Zentren handelt, ergibt sich übrigens auch aus dem Verlauf der



Textfig. 11. Margaritifera vulgaris Schum. Vorderer Teil des Nervensystems von der Dorsalseite aus gesehen; Rekonstruktion nach einer Transversal-Schnittserie. *cplg* Cerebropleuralganglion; *cplpc* Cerebropleuropedalkonnektiv; *cplvc* Cerebropleuroviszeralkonnektiv; *cplc* Cerebropleuralkommissur; *nabep* Nervus appendicis buccalis exterioris posterior; *nabip* Nervus appendicis buccalis interioris posterior; *a* Nerv zwischen *nabep* und *nabip* (Anastomose); *cdc* Cerebrodorsalkonnektiv; *gd* Ganglion dorsale; *dc* Dorsalkommissur; *bg* Buccalganglion; *nbaia* Nervus bucco-appendicalis interior anterior; *nbaea* Nervus bucco-appendicalis exterior anterior; *nbaep* Nervus bucco-appendicalis exterior posterior; *nbaip* Nervus bucco-appendicalis interior posterior; *bc* Buccalkommissur; *bcg* Buccalkommissurganglion; *x* Verbindung zwischen *bcg* und *cplbc*; *cplbc* Cerebropleurobuccalkonnektiv; *vpbc* vordere Parabuccalkommissur; *hpbc* hintere Parabuccalkommissur; *nm* Nervus medianus; *nabia* Nervus appendicis buccalis interioris anterior; *nabea* Nervus appendicis buccalis exterioris anterior; *npa* Nervus pallialis anterior; *y* Anastomose zwischen *bg* bzw. *nbaip* einerseits und *cplbc* andererseits. 33 : 1.

sie verbindenden und zersetzenden Fasern. Sie liegen lateralwärts von dem dorsoventral stark abgeplatteten, im Querschnitt beinahe schlitzförmig erscheinenden Anfangsteil des Ösophagus, und zwar nicht weit, etwa 0,5 mm von dessen lateralen Kanten entfernt. Jedes Ganglion ist mit dem der Gegenseite durch eine dicht dorsalwärts vom Ösophagus verlaufende, ungefähr 0,3 mm dicke und 0,5 mm lange Kommissur (*cplc*) verbunden. Sie verläuft leicht gebogen mit schwacher dorsaler Konvexität und enthält Ganglienzellen nur in der Nähe ihres Ursprunges.

Aus den Cerebropleuralganglien entspringen jederseits:

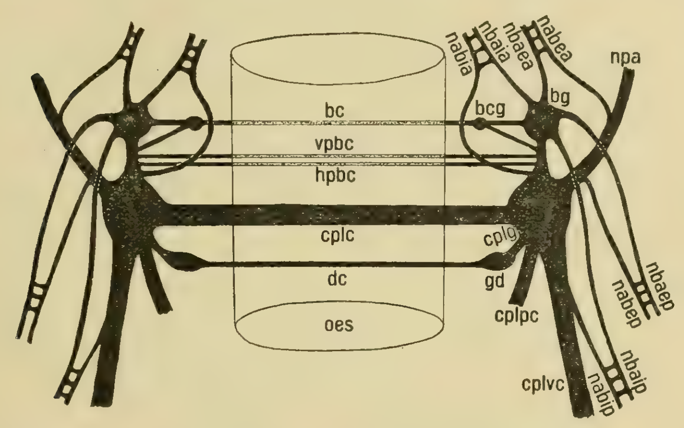
1. Der Nervus pallialis anterior (Textfig. 11, 12 *npa*). Es ist dies ein starker Nerv, der das Ganglion an dessen vorderer, lateraler Ecke verläßt. Er verläuft unter allmählicher Verringerung seines Querschnittes auf 0,1 mm nach vorn dorsal- und lateralwärts und begibt sich unter Abgabe einiger Äste zum eigentlichen Mantelrand, in dem er als der bekannte Ringnerv verläuft. Hier liegt dicht unter dem Epithel ein langgestrecktes ziemlich ansehnliches Ganglion, das sich über große Strecken des Mantelrandes hinzieht und auf beiden Seiten einige Verschiedenheiten aufweist. Da es, streng genommen, nicht mehr zum cerebralen und buccalen Nervensystem gehört und zudem an dem vorliegenden Exemplar auch nicht in seiner ganzen Ausdehnung einwandfrei festgestellt werden konnte, will ich mir seine spezielle Untersuchung für eine spätere Gelegenheit vorbehalten.

Von dem Nervus pallialis anterior entspringen:

a) Nicht weit von seinem Ursprung, lateral- und etwas ventralwärts, der Nervus appendicis buccalis exterioris posterior (vgl. Textfigur 11, 12 *nabep*). Er zieht nach hinten, lateralwärts und dorsalwärts und durchsetzt den äußeren Mundlappen, soweit er hinter der Mundöffnung gelegen ist, in seiner ganzen Länge, indem er fortwährend Äste zu dem dichten Sinnesepithel der Innenfläche abgibt. Dabei bildet er, wie alle Mundlappennerven, bei der vorliegenden Muschel einen reich verzweigten Plexus mit vielen Anastomosen zwischen den einzelnen Ästen. Von besonderem Interesse ist noch eine Anastomose (vgl. Textfig. 11 *a*) mit dem weiter unten zu beschreibenden Nervus appendicis buccalis interioris posterior (*nabip*). Außerdem besteht noch eine starke Verbindung mit dem Buccalganglion durch einen vom Buccalganglion herkommenden Nerv, den ich als Nervus bucco-appendicalis exterior posterior (Textfig. 11, 12 *nbaep*) bezeichnen will. Derselbe ver-

einigt sich mit dem Nervus appendicis buccalis exterioris posterior kurz nach dessen Ursprung aus dem Nervus pallialis anterior.

b) Wenig weiter nach vorn als a) auf der medialen und ventralen Seite der Nervus appendicis buccalis exterioris anterior (Textfig. 11, 12 *nabea*). Er verläuft auf beiden Seiten etwas verschieden — was auf den Schnitten allerdings durch den verschiedenen Kontraktionszustand der Mundlappen bedingt sein kann — hat aber auf beiden Seiten doch die gleiche Verbindung und das



Textfig. 12. Margaritifera vulgaris Schum. Schema des vorderen Teiles des Nervensystems von dorsalwärts gesehen (vereinfacht). Die unterhalb des Ösophagus liegenden Kommissuren sind nur punktiert gezeichnet. Der Nervus medianus und seine Anastomosen mit den Mundlappennerven sind fortgelassen; die Dorsalganglien und ihre Kommissur sind nach hinten umgelegt gedacht; sekundäre Kommissuren sind fortgelassen; die in Wirklichkeit vorhandene leichte Asymmetrie ist nicht zum Ausdruck gebracht. *cplg* Cerebropleuralganglion; *cplpc* Cerebropleuropedalkonnektiv; *cplvc* Cerebropleuroviszeralkonnektiv; *npa* Nervus pallialis anterior; *bg* Buccalganglion; *bcg* Buccalkommissurganglion; *gd* Ganglion dorsale; *bc* Buccalkommissur; *hpbc* hintere Parabuccalkommissur; *vpbc* vordere Parabuccalkommissur; *cplc* Cerebropleuralkommissur; *dc* Dorsalkommissur; *oes* Ösophagus; *nabia* Nervus appendicis buccalis interioris anterior; *nbaia* Nervus bucco-appendicalis interioris anterior; *nbaea* Nervus bucco-appendicalis exterioris anterior; *nabea* Nervus appendicis buccalis exterioris anterior; *nabip* Nervus appendicis buccalis interioris posterior; *nbaip* Nervus bucco-appendicalis interioris posterior; *nabep* Nervus appendicis buccalis exterioris posterior; *nbaep* Nervus bucco-appendicalis exterioris posterior.

gleiche Innervationsgebiet. Er innerviert nämlich den vorderen Teil des äußeren Mundlappens. Dasselbe Innervationsgebiet hat nun auch ein vom Buccalganglion kommender Nerv, den ich, nach Analogie des schon besprochenen hinteren Nerven, nun Nervus bucco-appendicalis exterior anterior (Textfig. 11, 12 *nbaea*) nenne. Wieder bilden beide Nerven in dem Mundlappen einen reich verzweigten Plexus.

2. Ein Nerv, den ich Cerebrodorsalconnectiv (Textfig. 11, 12 *cdc*) nennen will, weil er jederseits ein von mir als Dorsalganglion bezeichnetes Ganglion bildet. Dieser Nerv verhält sich auf beiden Seiten etwas verschieden. Rechts entspringt er mit zwei Wurzeln dorsal- und lateralwärts aus dem Cerebralganglion, die sich, dorsalwärts und nach vorn ziehend, vereinigen. Der vereinigte Nerv verläuft nur noch eine kleine Strecke in der gleichen Richtung, biegt dann aber in scharfem Knick medialwärts um und bildet dabei das schon oben erwähnte Ganglion dorsale (Textfig. 11, 12 *gd*). Dasselbe ist ungefähr 0,2 mm dick und steht mit dem der Gegenseite durch eine in großem Bogen dorsalwärts vom Ösophagus verlaufende Kommissur, die Dorsalkommissur (Textfig. 11, 12 *dc*), in Verbindung. Letztere gibt verschiedene, in die Figur nicht eingezeichnete Nerven ab. Auf der linken Seite entspringt das Cerebrodorsalconnectiv etwas weiter hinten und beinahe schon aus dem Cerebropleurovisceralconnectiv. Es verläuft auch vielmehr lateralwärts, und das etwas kleinere Ganglion dorsale liegt vor der Umknickungsstelle.

Die Deutung dieser Ganglien und Kommissur macht einige Schwierigkeiten. Ganglien rudimentärer Sinnesorgane kommen wohl kaum in Frage. So bliebe zunächst übrig, die vorliegenden Ganglien und ihre Kommissur zu vergleichen mit dem von J. Kaspar (1913, S. 67) bei Cyamium antarcticum beschriebenen Nervus dorsalis, der ebenfalls an der Dorsalseite des Ösophagus die beiden Cerebralganglien verbindet; aber für die allgemeine vergleichend-anatomische Betrachtung ist dadurch auch nicht allzuviel gewonnen, solange nicht weitere vergleichbare Befunde bei anderen Muscheln vorliegen. Nun haben ja die Cephalopoden bekanntlich zwei Buccalganglienpaare, von denen eines, die Pharyngealganglien, ventral, das andere dorsal vom Ösophagus durch eine Kommissur verbunden ist. Man könnte daher daran denken, die vorliegenden Dorsalganglien ebenso wie den Kasparschen Nervus dorsalis mit den letzteren Ganglien der Cephalopoden zu homologisieren. Allerdings wäre dann das Connectiv zwischen den beiden Ganglien einer Seite zu vermissen.

3. Das Cerebropleuropedalconnectiv (Textfig. 11, 12 *cplpc*). Es entspringt an der ventralen Seite der Ganglienmasse, gibt hier einen schwachen Nerv lateral ventralwärts ab und verläuft selbst medialventralwärts zu den Pedalganglien.

4. Das Cerebropleurovisceralconnectiv (Textfig. 11, 12 *cplvc*). Die Pleuralganglien setzen sich unter allmählicher Verringerung

ihres Querschnittes in dieses Connectiv fort. An seinem Vorderende gibt es lateralwärts mehrere Nerven ab.

5. Der Nervus appendicis buccalis interioris posterior (Textfig. 11, 12 *nabip*). Er entspringt lateralwärts aus dem hinteren Abschnitt der Ganglien und verläuft erst etwas nach vorn lateralwärts, um dann, eine scharfe Biegung nach hinten machend, in den inneren Mundlappen einzutreten. Von der Umbiegungsstelle aus verläuft eine langgestreckte Anastomose (Textfig. 11 *a*), die ich allerdings nur auf der rechten Seite habe auffinden können, zu dem Nervus appendicis buccalis exterioris posterior. Da dieser seinerseits durch den Nervus bucco-appendicalis exterior posterior mit dem Buccalganglion zusammenhängt, so ist auch für den Nervus appendicis buccalis interioris posterior eine Verbindung mit dem Buccalganglion gegeben.

6. Das Cerebropleurobuccalconnectiv (Textfig. 11, 12 *cplbc*) entspringt ventral aus dem medialen Teil der Ganglienmasse und ist ungefähr 0,1 mm dick. Sein Verlauf ist auf beiden Seiten etwas verschieden, aber in der Hauptsache doch nach vorn gerichtet mit einem kleineren oder größeren medialwärts gerichteten Bogen. Die von ihnen entspringenden Nerven wollen wir bei dem Buccalgangliensystem betrachten.

Das buccale Nervensystem.

Schon Mayoux hatte (1886, S. 100) angegeben, daß ein buccales Nervensystem vorhanden sei, was später aber von Pelseneer (1891, S. 199; 1911, S. 108) bestritten wurde. Diese Behauptung Pelseneers ist um so schwerer zu verstehen, als das buccale Nervensystem von Meleagrina ziemlich stark entwickelt und in seinem Zentrum, den Buccalganglien, auch relativ leicht nachweisbar ist. Ja, man kann sogar behaupten, daß keine der bisher daraufhin untersuchten Muscheln ein so hoch differenziertes sympathisches Zentrum hat (Stempell 1912).

Die Buccalganglien selbst liegen etwa 1 mm vor und etwas ventralwärts von den Cerebralganglien in den Mundecken. Sie sind etwa 0,2 mm groß und haben eine ovale Gestalt. Eine große Anzahl von Nerven gehen von ihnen und den Cerebropleurobuccalconnectiven aus, darunter mehrere subösophageale Kommissuren — also nicht nur eine, wie Mayoux (l. c.) angibt. Wir wollen unsere Aufmerksamkeit zuerst den Kommissuren, die einen recht komplizierten Verlauf zeigen, zuwenden. Die wichtigste derselben ist zweifellos diejenige, welche zwischen den Buccal-

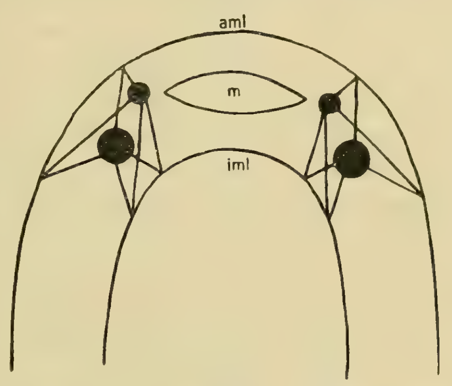
ganglien selbst verläuft (vgl. Textfig. 11, 12 *bc*). Sie bildet, nicht weit von den Buccalganglien, medialwärts eine schwache gangliöse Anschwellung (*bcg*) und verläuft selbst direkt unter dem Ösophagus. Von diesen kleinen Ganglien erstreckt sich jederseits ein Nerv (vgl. Textfig. 11 *x*) nach hinten zu den Cerebropleurobuccalconnectiven. Ob diese kleinen Ganglien für die vergleichend-anatomische Betrachtung von einigem Wert sind, ist kaum anzunehmen, zumal sie nur sehr unbedeutend sind. Als zweite Buccalganglien können sie nur in Frage kommen, wenn die oben beschriebenen Dorsalganglien eine andere Deutung nötig machten. Außer der eigentlichen Buccalkommissur existieren nun noch wenigstens zwei weitere, dicht hintereinander, von den Mitten der Cerebropleurobuccalconnectiven entspringende und parallel zueinander ventral vom Ösophagus verlaufende Kommissuren. Ich nenne dieselben vordere und hintere Parabuccalkommissur (vgl. Textfig. 11, 12 *vpbc*, *hpbc*).

Doch damit noch nicht genug der Komplikation! Der innere Mundlappen bildet nämlich direkt hinter der Mundöffnung eine breite, segelförmige und vielfach gefaltete Platte, die sich von hinten über die Mundöffnung legt, und diese Falte ist der Sitz eines reichen Nervenplexus, der nun hier, gerade wie die oben schon beschriebenen Nervenplexus der Mundlappen von zwei Nerven, einmal direkt vom Buccalganglion und außerdem noch vom zentralisierten Nervensystem aus durch Vermittelung des Cerebropleurobuccalconnectivs, innerviert wird. Der vom Buccalganglion ausgehende Nerv, der nach der Analogie der schon oben gegebenen Benennung die Bezeichnung Nervus bucco-appendicalis interior anterior (Textfig. 11 *nbaia*) haben muß, verläuft medialwärts und nach vorn vom Buccalganglion und bildet mit dem der Gegenseite eine Querkommissur. Der andere Nerv, der vom Cerebropleurobuccalconnectiv kommt, wird nun wohl am besten die Bezeichnung Nervus appendicis buccalis interioris anterior (vgl. Textfig. 11 *nabia*) haben müssen, da nach Lage der Sache anzunehmen ist, daß seine Fasern nicht vom Buccalganglion, sondern durch Vermittlung des Cerebropleurobuccalconnectivs vom Cerebralganglion herkommen. Auch dieser Nerv bildet mit dem der Gegenseite zwei Kommissuren (Textfig. 11). In dem Plexus verläuft auch noch ein Nervus medianus (Textfig. 11 *nm*), der mit allen diesen Nerven in Verbindung steht, und der dem auch von anderen Autoren beschriebenen und meistens als Nervus sympathicus bezeichneten, entspricht (vgl. Stempell 1912, Fig. 3, 4, 6 u. 8).

Aus dem Buccalganglion entspringen:

1. Das Cerebropleurobuccalconnectiv (s. oben);
2. die Buccalkommissur (s. oben);
3. der Nervus bucco-appendicalis interior anterior (s. oben);
4. der Nervus bucco-appendicalis exterior anterior (s. oben);
5. der Nervus bucco-appendicalis exterior posterior (s. oben);
6. ein Nervus bucco-appendicalis interior posterior (vgl. Fig. 11, 12 *nbaip*). Es ist dies ein noch nicht erwähnter, in mehreren Strängen plexusartig nach hinten verlaufender Nerv, der in dem inneren Mundlappen verläuft und mit dem schon oben beschriebenen Nervus appendicis buccalis interioris posterior zusammen den Mundlappenplexus versorgt. Wir haben also an den inneren Mundlappen eine besonders reiche Anastomosenbildung (s. oben).

Endlich entspringen noch eine Reihe weiterer Nerven vom Buccalganglion, die zur Mundöffnung und zu dem Anfangsteil des Ösophagus führen, deren Beschreibung aber hier zu weit führen würde.



Textfig. 13. Margaritifera vulgaris Schum Schema für die Doppelinnervierung der Mundlappen vom cerebropleuralen und vom buccalen Nervensystem aus. *m* Mundöffnung; *aml* äußerer Mundlappen; *iml* innerer Mundlappen; die großen schwarzen Scheiben stellen das cerebrale und die kleineren das buccale System dar.

Anhangsweise sei erwähnt, daß auf der linken Seite der Nervus bucco-appendicalis interior posterior durch eine besondere Anastomose (Textfig. 11 *y*) mit dem Cerebropleurobuccalconnectiv verbunden ist. Vielleicht handelt es sich wieder um eine Anastomosenbildung, die mit der Doppelinnervierung der Mundlappen zusammenhängt. Auf der rechten Seite ist mir das Vorhandensein dieser Anastomose nicht absolut sicher geworden.

Um das Verständnis des so überaus komplizierten Nervenverlaufes zu erleichtern, habe ich in Textfig. 12 und 13 zwei Schemata angefertigt, von denen das eine die hauptsächlichsten Nerven, das andere die Doppelinnervierung der Mundlappen veranschaulichen soll. Die Bezeichnungen sind dieselben wie in der direkt nach einer Querschnittserie rekonstruierten Textfig. 11.

Theoretische Betrachtung.

Zwei Fragen drängen sich angesichts der hier geschilderten Verhältnisse auf, eine vergleichend-anatomische und eine physiologische.

Erstens: Ist das buccale Nervensystem, wie es hier in so reicher Entfaltung auftritt, etwas Primitives oder Sekundäres, mit anderen Worten etwas Palingenetisches oder Caenogenetisches?

Zweitens: Sind die Buccalganglien überhaupt mit Recht zu vergleichen dem sympathischen Nervensystem der Wirbeltiere, sind sie also etwa dem Grenzstrang des Sympathicus analog?

Die erste Frage hat bereits STEMPELL (1912, S. 9ff.) angeschnitten. Er geht bei seinen Erörterungen aus von den Beziehungen des buccalen Nervensystems zu den Nervi appendicis buccalis. Über diese Beziehungen lagen damals einander sehr widersprechende Angaben in der Literatur vor. Danach sollte der Mundlappennerv in manchen Fällen in naher Beziehung zu den Buccalganglien stehen wie bei den Nuculiden, wo nach STEMPELLS Auffassung sogar die Annahme möglich wäre, daß das Buccalganglion ganz in den markstrangähnlichen Mundlappennerv aufgegangen wäre; wie ferner bei Chama, Lutraria, Tagelus und vielleicht auch bei Phaseolicama, wo der Nerv direkt aus den Buccalganglien entspringt, oder endlich, wie in anderen Fällen, wo er wenigstens in der Nähe der Cerebropleurobuccalconnective seinen Ursprung hat (Cyamium). Bei anderen Muscheln wieder lassen sich solche Beziehungen gar nicht nachweisen, wie z. B. bei den Solemyiden und Mytiliden.

Die oben mitgeteilten Ergebnisse gestatten nun, diese Frage von einem ganz neuen Standpunkte aus zu betrachten; denn wir sehen ja hier durchgängig zwei Nervenstränge zu den verschiedenen Teilen der Mundlappen gehen, von denen der eine aus dem Buccalganglion, der andere weit entfernt aus dem Cerebralganglion oder den von diesem ausgehenden Konnektiven hervorgeht. Da diese Dinge ja eine prinzipielle Bedeutung haben müssen, so kann man, ohne voreilig zu sein, wohl behaupten, daß bei allen Lamellibranchiaten eine ähnliche Doppelinnervierung vorhanden ist und daß die widersprechenden Angaben (a. a. O. STEMPELL, S. 10 usw.) eben darauf beruhen, daß die Untersucher nur einen der beiden Nerven gesehen haben. Daher kann man auch aus diesen Beziehungen keine physiologischen Schlüsse ziehen.

Es bleibt also nur die zweite, auch von STEMPELL (1912, S. 11) erörterte Möglichkeit übrig, daß es sich bei diesem Buccal-

nervensystem nicht um rudimentäre, sondern um werdende Organe handelt. Wenn man die Gattung Meleagrina in das natürliche System einordnet, so kommt sie unter den bisher untersuchten Muscheln zwischen Mytilus und Chama zu stehen, und dieser Zwischenstellung entspricht auch ganz gut die Ausbildung des buccalen Nervensystems, das in seiner Größe ungefähr eine Mittelstellung zwischen dem buccalen Nervensystem der beiden genannten Formen einnimmt. Die scheinbar größere Komplikation der Nervenverbindungen usw. bei Margaritifera ist jedenfalls wieder dadurch zu erklären, daß die anderen Untersucher die Einzelheiten nicht so weit verfolgt haben. Unter diesen Voraussetzungen aber ist das buccale Nervensystem nur als ein in der Ausbildung begriffenes Organ aufzufassen, nicht als der Rest eines früher höher entwickelt gewesenen.

Damit stimmt nun in schönster Weise, daß die zweite eingangs aufgeworfene, mehr physiologische Frage zweifellos dahin zu beantworten ist, daß wir es bei dem buccalen Nervensystem mit einem echten sympathischen Nervensystem im Sinne des sympathischen Nervensystems der Wirbeltiere zu tun haben, denn wie schon Stempell (S. 11) hervorgehoben hat, sind ja solche autonomen Zentren am deutlichsten ausgeprägt bei höheren, spezialisierten und phylogenetisch jüngeren Formen als „Ausdruck einer Arbeitsteilung im Nervensystem“. Man ist nun in der glücklichen Lage, diese Frage nach der Funktion hier ohne physiologischen Versuch durch einen Analogieschluß in dem obigen Sinne zu beantworten.

Von ganz besonderem allgemeinen Interesse ist die Tatsache, daß der Nervenplexus, der in den Mundlappen liegt, durchgängig innerviert wird von zwei Nerven [1]), von denen der eine vom Cerebralganglion, d. h. von dem eigentlichen zentralen Nervensystem herkommt, während der andere im Buccalganglion, d. h. also im sympathischen Nervensystem seinen Ursprung hat [2]). An

1) Übrigens scheint eine Doppelinnervierung auch an anderen, vom sympathischen Nervensystem aus innervierten Organen vorzukommen: so ist die doppelte Wurzel, mit der die vordere Buccalkommissur entspringt, doch wohl zweiffellos so zu deuten, daß die von dieser Buccalkommissur versorgten Gebiete cerebrale und buccale Fasern enthalten. Der ganze, den Ösophagus versorgende Nervus medianus erhält jedenfalls auch Nervenfasern beider Sorten.

2) Splittstösser (1912, S. 404—408) beschreibt bei Anodonta cellensis auch einen Plexus appendicis buccalis et labialis.

und für sich ist das aus den besonderen Eigentümlichkeiten der Mundlappen heraus leicht zu verstehen. Denn diese Mundlappen enthalten ja einmal, wie aus ihrem reichen Sinnesepithel und ihrer Funktion hervorgeht, ein wichtiges Sinnesorgan, ja, vielleicht das wichtigste aller Sinnesorgane, die bei den Muscheln überhaupt vorkommen, da es alle sonst am Kopf liegenden Sinnesorgane ersetzt; und es ist klar, daß ein solches Organ vom cerebralen Teil des zentralisierten Nervensystems innerviert werden muß. Andererseits stellen die Mundlappen auch wieder einen sehr wesentlichen Teil der Verdauungsorgane dar; denn es fällt ihnen allein bei der eigenartigen Ernährungsweise der Lamellibranchier die Aufgabe zu, Nahrungsmaterial in die Mundöffnung hinein zu schaffen. Wenn das Funktionieren des Darmkanals, wie die Fortbewegung des Darminhaltes usw. von dem zwischen zentralisierten Nervensystem und Darmplexus eingeschalteten sympathischen Nervensystem, also hier den Buccalganglien, aus reguliert wird, so ist es natürlich für ein glattes Funktionieren des ganzen Verdauungsapparates unerläßlich, daß auch die Mundlappen vom Buccalganglion aus innerviert werden. Wir sehen hier also ein Ineinandergreifen zweier Funktionen, von denen die eine die Sinnesfunktion, die andere das Spiel des Verdauungsapparates in mannigfacher Weise beeinflußt, d. h. hemmend oder beschleunigend auf sie wirkt. Und ohne weiteres drängt sich hier der Vergleich auf mit dem Verhalten der sympathischen und parasympathischen Nerven der Wirbeltiere. Wenn dieser Vergleich auch nur auf vergleichend-anatomischer Basis ruht, so ist die morphologische Ähnlichkeit beider Dinge, die besonders in dem Vorhandensein

---

Derselbe wird nach ihm durch einen vom Cerebralganglion herkommenden Nervus appendicis buccalis und einen Nervus labialis innerviert und steht außerdem noch mit dem Cerebralganglion direkt in Verbindung. Von einem Buccalganglion ist nirgends die Rede; ja, Splittstösser zieht nicht einmal die Möglichkeit des Vorhandenseins eines solchen in Frage und ignoriert die gesamte Literatur darüber vollkommen! Unter diesen Umständen sind seine Befunde mit den meinigen schwer zu vergleichen; doch scheint mir das letzte Wort über das buccale Nervensystem von Anodonta auch noch nicht gesprochen zu sein, zumal aus der Darstellung Splittstössers doch das eine hervorgeht, daß die Nervenverbindungen dieses Plexus mit dem Cerebralganglion recht komplizierte, jedenfalls doppelte sind. Sollte nicht auch hier, wie dies Stempell (1912) von anderen Formen annimmt, eine Verschmelzung der Buccalganglien mit den Cerebropleuralganglien vorliegen? Genauere Untersuchungen darüber wären jedenfalls dringend nötig!

eines Plexus hervortritt, doch so groß, daß an der gleichen physiologischen Deutung kaum gezweifelt werden kann. Ich stehe daher nicht an, die entsprechenden Nerven, wie im vorliegenden Falle die als Nervi bucco-appendicales bezeichneten Nerven, als sympathische Nerven und die dazu gehörenden Nervi appendicis buccalis als antagonistische parasympathische Nerven aufzufassen. Das oben hervorgehobene allgemeine Interesse dieser Feststellung sehe ich darin, daß meines Wissens dieses der erste Fall ist, wo bei einem Wirbellosen derartiges festgestellt oder glaubhaft gedeutet wurde. Ja vielleicht noch mehr! Sollte nicht überhaupt die Innervation eines Gebietes ganz allgemein eine doppelte sein? Die Arbeiten von Bocke (1913), de Boer (1914), von Brücke (1918), Mansfeld (1917) haben uns ja gezeigt, daß auch an den quergestreiften Muskelfasern der Wirbeltiere stets eine doppelte, d. h. motorische und sympathische Innervation stattfindet. Es könnte also die obige Feststellung einer Doppelinnervation eines Organs von noch allgemeinerem, neurologischem Interesse sein.

Schluß und Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

Fassen wir das oben Gesagte noch einmal kurz zusammen, so ergeben sich eine Reihe von Punkten, die für eine primitive Organisation der untersuchten Stempelleria magellanica im Vergleich zu den anderen Aviculiden sprechen.

Es ist hier zu nennen:

1. Die Tatsache, daß keine deutliche Asymmetrie der Schale erkennbar ist, und daß nur die inneren Organe eine geringe Asymmetrie zeigen.

2. Das vollkommene Fehlen der Perlmutterschicht.

3. Das Fehlen einer Mantelbucht zwischen Viszeralmasse und hinterem Adduktor.

4. Der verhältnismäßig einfache Verlauf und Bau des Darmkanales.

5. Der sehr einfache Bau der Nieren, die nur aus einem Nierensack und Nierentrichter bestehen.

6. Der Besitz typischer filibrancher, ungefalteter Kiemen ohne Haftwimperleisten.

7. Der einfache Bau des durch dicke Connective ausgezeichneten Nervensystems.

8. Das Vorhandensein eines wenn auch rudimentären Statocystenganges.

Diesen primitiven Charakteren stehen eine Reihe zweifellos sekundärer Merkmale gegenüber, wie sie auch sonst in der Gruppe der Aviculiden vorkommen:

1. Das Fehlen des vorderen Adduktors.

2. Reduktion der Fußmuskulatur und starke Ausbildung des Byssus.

3. Asymmetrie mancher innerer Organe.

4. Zu nennen wären hier auch eventuell die rudimentären Kopfaugen.

Dazu kommen noch einige sekundäre Merkmale, die für vorliegende Gattung charakteristisch sind:

1. Rudimentation der Mundlappen.

2. Der Bau des Herzens, dessen Ventrikel zwei seitliche „Herzohren“ bilden, und das nur noch mit dem Verbindungsstück dieser beiden dem Darm anliegt.

3. Die Ausbildung des eigentümlichen Blutsackes am Mantelrand und das dazugehörige Mantelrandsinnesorgan.

4. Endlich das eigentümliche entanale Sinnesorgan und der Aftertentakel.

Also eine Mischung von primären und sekundären Merkmalen! Wenn man dieselben aber gegeneinander abwägt, so scheint mir kein Zweifel zu bestehen, daß die primären die sekundären überwiegen — man denke nur an die systematisch ja so hoch bewerteten Kiemen und an das für die Stellung einer Tierart in der Umwelt nicht minder wichtige Nervensystem.

Besonders auffallend ist nun auch, daß die vorliegende Muschel, die doch ihrem ganzen Habitus nach eine Aviculide ist, sich so stark von ihren Verwandten unterscheidet. Es tritt uns hier, also innerhalb der Familie der Aviculiden, eine Mannigfaltigkeit in der Organisation entgegen, wie sie eigentlich nur mit der von Stempell bei den Nuculiden (1898, S. 412) gefundenen zu vergleichen ist, und man kann mit diesem Autor daher auch hier nur dasselbe folgern, was er bei seinen Untersuchungen an den Nuculiden erschlossen hat: „Derartige Erscheinungen können nur bei einer Gruppe so stark hervortreten, wo noch keine zu einseitiger Differenzierung drängende Entwicklungsrichtung die natürliche, allen Tierformen innewohnende Variationsfähigkeit in bestimmte Grenzen gebannt hat: eine solche Gruppe muß auf jeden Fall als eine primitive und phylogenetisch alte betrachtet werden.“ Soviel über die phylogenetische Bewertung der in dieser Arbeit mitgeteilten Befunde.

Ich fasse nun noch einmal kurz zusammen, was sich an besonders bemerkenswerten Einzeltatsachen bei der Untersuchung der beiden Muscheln ergeben hat. So fand ich bei Stempelleria magellanica:

1. Einen sehr merkwürdigen Blutsack und Retraktionsmechanismus. An der Außenseite der Mantelrandaußenfalte ist eine epithellose Stelle, durch die Blutflüssigkeit in einen großen Raum eintreten kann, der zwischen Periostrakum und Mantel liegt. Dieser Blutsack, der sich rings um den Mantelrand herumzieht, ist mit Blut erfüllt, wenn durch die Tätigkeit der Retraktoren der Mantelrand von dem überstehenden Periostrakum zurückgezogen ist und die Schale sich infolge der Zugwirkung am Rand nach innen konkav einkrümmt. Soll der Mantelrand hervorgestreckt werden, so wird durch die Elastizität des sich infolge Aufhörens des Muskelzuges abflachenden Schalenrandes der Blutsack automatisch zusammengedrückt, dadurch der Mantelrand geschwellt und bis an den Schalenrand hervorgeschoben. Der ganze Apparat wird offenbar reflektorisch betätigt durch ein an der ganzen Innenfalte des Mantelrandes ausgebreitetes, besonderes Sinnesorgan mit langen Sinneshaaren. Die normale Abscheidung der Prismenschicht und des Periostrakums kann nur bei vorgestrecktem Mantelrand erfolgen, da nur dann jeder Schalenteil direkt über seiner Matrix liegt.

2. Ein entanales Sinnesorgan im Inneren der Afterröhre in Verbindung mit einem langen Aftertentakel.

3. Eine Asymmetrie der Statocysten. Es finden sich links 11 Statolithe, rechts dagegen nur 9. Es ist das eine Bestätigung der Buddenbrockschen Befunde bei Pekten und zweifellos dadurch zu erklären, daß das Tier dauernd auf einer Seite liegt und die Richtung der Schwerkraft nicht mehr in die Medianebene fällt.

4. Daß die von mir untersuchte Aviculide der Sammlung Plate zwar systematisch zu den Axiculiden gehört, aber wegen des Fehlens der Mundlappen und der Perlmutterschicht und des Besitzes filibrancher Kiemen und anderer Eigentümlichkeiten (s. oben unter systematische Bemerkungen) in keiner der bisher bekannten Gattungen unterzubringen ist. Ich habe darum für sie die neue Gattung Stempelleria aufgestellt, deren Charakteristik S. 402ff. gegeben ist.

5. Das cerebro-buccale Nervensystem von Margaritifera vulgaris zeigt eine große Komplikation. Außer der Cerebropleuralkommissur findet sich zunächst noch eine dorsalwärts vom Öso-

phagus verlaufende Dorsalkommissur zwischen zwei Dorsalganglien, die durch kurze Konnektive mit den Cerebropleuralganglien in Verbindung stehen. Es sind zwei Buccalganglien vorhanden, die durch eine ebenfalls mit Ganglien besetzte Kommissur verbunden sind. Außerdem befinden sich mindestens noch zwei weitere Kommissuren zwischen den Cerebropleurobuccalconnectiven. Die Buccalganglien innervieren nicht nur den vorderen Teil des Darmkanals, sondern anch die Mundlappen. Letztere, in denen ein ausgebreiteter Nervenplexus liegt, werden aber außerdem auch noch durch mehrere Nerven innerviert, die vom cerebralen Nervensystem — teils aus dem Cerebralganglion selbst, teils aus den davon abgehenden Nerven — herkommen; und zwar entspricht jeder buccalen Innervierung eine cerebrale. (In der schematischen Figur sind die von dem Buccalganglion herkommenden vier Nerven als *nba* . . ., die entsprechenden, von dem cerebralen Zentrum kommenden vier Nerven als *nab* . . . bezeichnet.)

Vergleichend anatomisch ist aus diesen Befunden zu schließen, daß es sich bei dem Buccalnervensystem nicht um ein rudimentäres, sondern um ein werdendes Organsystem handelt, und daß das buccale Nervensystem ohne weiteres mit dem sympathischen Nervensystem der Wirbeltiere zu vergleichen ist. Die Doppelinnervation ist aber auch noch von physiologischem Interesse. Die Mundlappen sind einmal ein Sinnesorgan und zweitens ein wichtiger Teil des Vorderdarmes. In letzterer Eigenschaft müssen sie vom Buccalganglion aus innerviert werden, in ersterer, als Sinnesorgan, vom cerebralen Nervensystem aus. Beide Funktionen greifen ineinander und beeinflussen sich gegenseitig in hemmender oder beschleunigender Weise.

Wir haben daher hier einen Fall vor uns, der ganz analog ist dem bisher nur bei den Wirbeltieren bekannten Verhalten der sympathischen und parasympathischen Nerven. Prinzipiell scheint also bei den Wirbellosen stets eine Doppelinnervierung der Nervennetze vorzukommen, meines Wissens ist das bisher noch in keinem Fall festgestellt worden.

Literaturverzeichnis.

1791. Poli, Testacea utriusque Siciliae eorumque historia et anatomia, V, 1. Parma.

1858. Kelaart, E. F., Introductory Report on the Natural History of the Pearl Oyster (Meleagrina margaritifera Lam.) of Ceylon; in: Proc. Roy. Phys. Soc. Edinburgh, Vol. I, p. 399—405.

Bericht: W. S. DALLUS: On the Natural History of the Cingalese Pearl Oyster and the Production of Pearls. Ann. and Mag. of nat. hist. 1898, Vol. I, p. 81 ff.

1876. v. JHERING, Die Gehörwerkzeuge der Mollusken. Habilitationsschrift.

1885. MÜLLER, FELIX, Über die Schalenbildung bei Lamellibranchiaten; in: Zool. Beiträge, Bd. I, Breslau.

1886. MAYOUX, L'existence d'un rudiment céphalique d'un système nerveux stomato-gastrique et quelques autres particularités morphologiques de la Pindatine; in: Bull. Soc. Philomath. Paris (7), Tome X.

1887. FISCHER, Manuel de conchyliologie, Paris.

1887. THIELE, J., Ein neues Sinnesorgan bei den Lamellibranchiaten; in: Zool. Anz.

1888. GROBBEN, Die Perikardialdrüse der Lamellibranchiaten; in: Arb. zool. Inst. Wien, Bd. VII.

1889. THIELE, J., Die abdominalen Sinnesorgane der Lamellibranchiaten; in: Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. XLVIII.

1890. JACKSON, Phylogeny of the Pelecypoda. The Aviculidae and their allies; in: Mem. Boston Soc. Nat. Hist. 1886—1893, Vol. IV.

1890. MÉNÉGAUX, Recherches sur la circulation des Lamellibranches marins. Thèse. Besançon.

1891. PELSENEER, Contribution à l'étude des Lamellibranches; in: Arch. Biol., Vol. XI.

1892. Ders., Sur le coeur d'Ostrea et Pandora. Bull. Soc. Mal. Belg., Tome XXVII.

1893. THIELE, Beiträge zur Kenntnis der Mollusken. II. Über die Molluskenschale; in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LV.

1895. DALL, Contributions to the tertiary fauna of Florida; in: Trans. Wagner Free Inst. Sc. Philadelphia, Vol. III.

1896. PLATE, Bemerkungen über die Phylogenie und die Entstehung der Asymmetrie der Mollusken; in: Zool. Jahrb., Bd. IX, Anat.

1897. RICE, Die systematische Verwendbarkeit der Kiemen bei den Lamellibranchiaten; in: Jena, Z. Naturw., Bd. XXXI.

1898. PELSENEER, Les yeux céphaliques chez les Lamellibranches; in: Compt. Rend., Tome CXXVII.

1898. STEMPELL, Beiträge zur Kenntnis der Nuculiden; in: Zool. Jahrb., Suppl.-Bd. IV.

1899a. Ders., Zur Anatomie von Solemya togata Poli; in: Zool. Jahrb. Anat., Bd. XIII.

1899b. Ders., Muscheln der Sammlung PLATE, Zool. Jahrb. Syst., Suppl.-Bd. IV.

1900. LANG-HESCHELER, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere, 2. Aufl. Jena.

1900. STEMPELL, Über die Bildungsweise und das Wachstum der Muschel- und Schneckenschalen; in: Biol. Zentralbl., Bd. XX.

1901. GROBBEN, Zur Kenntnis der Morphologie und Anatomie von

Meleagrina sowie der Aviculiden im allgemeinen; in: Denkschr. Math.-Nat.-Cl. Akad. Wien, Bd. LXIX.

1901. Jameson, On the identity and distribution of the mother-of-pearl oysters; with a revision of the subgenus Margaritifera; in: Proc. of the zool. Soc. London, Vol. L.

1901. Mitra, The crystalline style of Lamellibranchia; in: Q. Journal Micr. Sc. (2), Vol. XLIV.

1902. Lang, Fünfundneunzig Thesen über den phylogenetischen Ursprung und die morphologische Bedeutung der Zentralteile des Blutgefäßsystems der Tiere; in: Vierteljahrsschr. naturf. Gesellsch. Zürich, Jahrg. 47.

1902. List, Die Mytiliden des Golfes von Neapel; in: Fauna Flora Neapel, Monogr. 27.

1903. Pelseneer, Mollusques; in: Result. Belgica, Zool.

1903. Ridewood, On the structure of the gills of the Lamellibranchia; in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, Vol. CXCV (B).

1904. Herdman nnd Hornell, Anatomy of the Pearl-Oyster (Margaritifera vulgaris Schum.); in: Herdman, Rep. Pearl-Oyster Fish. London, Part 2.

1905. Herdman, Note on some Points in the Structure of the Gill of the Ceylon Pearl-Oyster; in: Journ. Linn. Soc. London, Vol. XXIX.

1907. Igel, Über die Anatomie von Phaseolicama magellanica Rouss.; in: Zool. Jahrb., Bd. XXVI, H. 1.

1908. Kunz and Stevenson, The Book of the Pearl, London.

1911. Pelseneer, Les Lamellibranches de l'Expédition du Siboga; part. anat.; in: Siboga Expéditie 53a.

1911. Stempell, Leitfaden für das mikroskopisch-zoologische Praktikum, Jena.

1912. Grieser, Über die Anatomie von Chama pellucida Broderip.; in: Zool. Jahrb., Suppl. 13, Bd. IV.

1912. Korschelt, Perlen, Altes und Neues über ihre Struktur, Herkunft und Verwertung; in: Fortschr. d. Naturw. Forschung.

1912. Odhner, Nils., Morphologische und philogenetische Untersuchungen über die Nephridien der Lamellibranchier; in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. C, H. 2.

1912. Rassbach, Beiträge zur Kenntnis der Schale und Schalenregeneration von Anodonta celensis Schröt.; in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. CIII, H. 3.

1912. Splittstösser, Zur Morphologie des Nervensystems von Anodonta cellensis Schröt.; in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. CIV, H. 3.

1912. Stempell, Über das sogenannte sympathische Nervensystem der Muscheln; in: Festschr. d. med.-naturw. Ges. zur 84. Versammlung deutsch. Naturf. u. Ärzte, Münster, Westf.

1913. Bocke, Die doppelte (motorische und sympathische) efferente Innervation der quergestreiften Muskelfasern, in: Anat. Anz., Bd. XLIV.

1913. Kaspar, Beiträge zur Kenntnis der Familie der Eryciniden und Carditiden; in: Zool. Jahrb., Suppl. 13, Bd. IV.

1913. THIELE, J., Referat über STEMPELL: Über das sogenannte sympathische Nervensystem usw.; in: Zentralbl. f. Zool., allg. u. exp. Biol., Bd. III.
1914. DE BOER, Die quergestreiften Muskeln erhalten ihre tonistische Innervation mittels der Verbindungsäste des Sympathikus; in: Folia Neurobiologica, Bd. VII.
1914. BRÜCK, Die Muskulatur von Anodonta cellensis Schröt. Ein Beitrag zur Anatomie und Histologie der Muskelfasern; in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. CX, H. 4.
1914. MATTHIAS, Vergleichend-anatomische Untersuchungen über den Darmkanal und das Herz einiger Arcaceen; in: Jenaische Zeitschr., Bd. LII, H. 3.
1915. VON BUDDENBROCK, Die Statocyste von Pekten, ihre Histologie und Physiologie; in: Zool. Jahrb. (allgem. Zool.), Bd. XXXV.
1915. FISCHER, Über die Anatomie von Mactra (Mulinia) coquimbana Philippi; in: Jenaische Zeitschr., Bd. LIII, H. 4.
1916. SCHRÖDER, Beiträge zur Anatomie von Amphidesma solidum; in: Jenaische Zeitschr., Bd. LIV.
1916. STEMPELL und KOCH, Elemente der Tierphysiologie, Jena.
1917. MANSFELD, Bemerkungen zur Arbeit DUSSER DE BARENNES: „Über die Innervation und den Tonus der quergestreiften Muskeln“; in: PFLÜGERS Archiv f. d. gesamte Phys. des Menschen u. d. Tiere, Bd. CLXVIII.
1918. VON BRÜCKE, Neue Anschauungen über den Muskeltonus; in: Deutsche med. Wochenschr., Bd. XLIV.
1918. CLASING, M., Die Anatomie von Stempelleria n. g. magellanica und das buccale Nervensystem von Margaritifera vulgaris Schum.; in: Mitteilungen aus dem Zoologischen Institut der Westfälischen Wilhelms-Universität zu Münster i. W., H. 1, Münster.

Tafelerklärungen.

Taf. 18.

Fig. 1. Stempelleria magellanica. Querschnitt durch den Mantelrand, links Reste der Schale (äußeres Periostrakum), oben Kieme. Mikrophotogramm. Zeiss' Apochr. Obj. 16 mm. Komp.-Ok. 6. 60:1.

Fig. 2. Stemp. magellanica. Stück eines Querschnittes durch den Mantelrand: Blutsack mit Leukozyten, rechts begrenzt oben von der Mittelfalte, unten vom Periostrakum, links vom inneren Periostrakum mit den Resten der Prismenschicht. Links am Rand: äußeres Periostrakum. Mikrophotogramm. Zeiss' Apochr. Obj. 2 mm (Öl-Immersion). Komp.-Ok. 4. 320:1.

Taf. 19.

Fig. 3. Stemp. magellanica. Stück eines Querschnittes durch den Mantelrand: Epithelfreie Stelle an der Außenseite der Außen-

falte. + Stelle, wo das Epithel nach oben hin aufhört. Dunkler Grenzsaum an der linken Seite: Inneres Periostrakum mit Resten der Prismenschicht, sonst wie Fig. 2. 320:1.

Fig. 4. Stemp. magellanica. Stück eines nicht genau transversalen Querschnittes durch die hintere Körpergegend: in der Mitte Längsschnitt des Enddarm-Endes mit Sinnesorgan; links: Adduktor, darüber Niere, Perikard und Eingeweidemasse (Hoden); rechts: dieser anliegend, Stück des rechten Ventrikels; rechts: Mantel- und Schalenreste. Mikrophotogramm. Zeiss' Apochr. Obj. 16 mm. Komp.-Ok. 6. 60:1.

Fig. 5. Stemp. magellanica. Stück eines Querschnittes durch den Mantelrand: Sinnesorgan der Innenfalte. Links: Mittelfalte mit Bildungsstätte des Periostrakums. Mikrophotogramm. Zeiss' Apochr. Obj. 2 mm (Öl-Immersion). Komp.-Ok. 4. 320:1.

Fig. 6. Stemp. magellanica. Längsschnitt des Enddarm-Endes mit blasenförmiger Erweiterung und entanalem Sinnesorgan (Sinneshaare!). Mikrophotogramm. Zeiss' Apochr. Obj. 16 mm. Komp.-Ok. 6. 60:1.

Fig. 7—9. Stemp. magellanica. Fig. 7 von außen (Schale), Fig. 8 von innen, Fig. 9 von dorsalwärts gesehen. 1:1. (Nach Stempell.)

Über das Gehirn des Wolfsmilchschwärmers (Deilephila Euphorbiae).

Von

Dr. Fr. Bretschneider (Stuttgart).

Mit 10 Figuren im Text und Tafel 20.

Einleitung, Material und Methode.

Im Jahre 1914 hatte Herr Professor Mühlschlegel (Göppingen) im Zoologischen Institut der Technischen Hochschule zu Stuttgart eine Reihe von Schnittserien durch die Gehirne verschiedener Schmetterlinge hergestellt, um die unter Leitung von Herrn Professor Dr. H. E. Ziegler an verschiedenen Insektenordnungen unternommenen vergleichend-anatomisch-physiologischen Untersuchungen (Bienen: Jonescu 1909; Ameisen: Pietschker 1910; Apterygoten: Böttger 1910, Kühnle 1913; Orthopteren: Kühnle 1913, Bretschneider 1914b; Coleopteren: Bretschneider 1914a und b) auch auf Lepidopteren auszudehnen. Die Arbeit wurde durch den Krieg unterbrochen. Um die Schnitte nicht ungenützt liegen zu lassen, habe ich es unternommen, sie wissenschaftlich auszuwerten und die besten Bilder durch Zeichnung festzuhalten, wozu mir Herr Professor Mühlschlegel sein Material in dankenswerter Weise zur Verfügung stellte. Die zu untersuchenden Arten wurden so ausgewählt, daß Schmetterlinge mit verschiedener Lebensweise, verschiedenen Instinkten und verschiedenartiger Ausbildung der Sinnesorgane verglichen werden können. Es liegen Schnittserien durch den Kopf von folgenden Schmetterlingen vor:

1. Schwärmer: Deilephila Euphorbiae, Wolfsmilchschwärmer, fliegt in der Dämmerung.
2. Arctiidae: Callimorpha dominula, die Jungfer, ein bei Tage fliegender Bärenspinner.

3. Spinner: Lasiocampa quercus, Eichenspinner, ♂ fliegt auch bei Tage; Bombyx mori, Seidenspinner.
4. Tagfalter: Papilio podalirius, Segelfalter, und Papilio machaon, Schwalbenschwanz; Pieris brassicae, Kohlweißling.

Die Schnitte wurden von MÜHLSCHLEGEL durch die ganzen in Paraffin eingebetteten Köpfe mit dem JUNGschen Schlittenmikrotom je 10 μ dick hergestellt. Gefärbt wurde nach dem von mir bei Periplaneta und anderen Insekten ausgearbeiteten und 1914b beschriebenen modifizierten MALLORYschen Verfahren, das sich auch bei Lepidopteren durchaus bewährte. Voraussetzung für gute Bilder ist die an der gleichen Stelle erwähnte Formol-Alkoholkonservierung. Die farbigen Tafelabbildungen sollen diese Färbung wiedergeben. Sie sind daher in derselben Weise gezeichnet wie die meiner Arbeit über die Küchenschabe beigegebenen Tafeln. Sie sind insofern schematisiert, als die Zahl der Zellen und Glomerulen einer geringeren Schnittdicke als einem 10 μ Schnitte entspricht, während für den Faserverlauf der ganze Schnitt herangezogen wurde. Diese Möglichkeit ist einer der Vorteile, welche Zeichnungen vor Photographien voraushaben.

Da auch meine Zeit beschränkt ist, habe ich zuerst die Schnitte von Deilephila Euphorbiae (Imago), dem Wolfsmilchschwärmer, ausführlicher bearbeitet und im folgenden mit den bekannten Insektengehirnen verglichen. Bekanntschaft mit dem typischen Bauplan des Insektengehirns, wie er am schönsten bei Periplaneta orientalis in Erscheinung tritt, muß ich voraussetzen. Ich schließe mich daher eng an meine Arbeit über die Gehirne der Küchenschabe und des Mehlkäfers an (1914b). Was von den dort beschriebenen Verhältnissen nicht abweicht, wurde kurz gefaßt oder weggelassen.

Unsere bisherigen Kenntnisse über das Lepidopterengehirn.

1878 hat FLÖGEL zum ersten Male die neueren Schnitt- und Färbemethoden auf das Insektengehirn angewendet und eine Übersicht über den „einheitlichen Bau des Gehirns in den verschiedenen Insektenordnungen" veröffentlicht. Die Arbeit FLÖGELS trägt den Charakter einer vorläufigen Mitteilung, der aber eine weitere Ausführung nicht mehr folgte. Auf die dort den Lepidopteren gewidmeten fünf Seiten beschränken sich bis heute unsere Kenntnisse über die Histologie des Gehirns der Schmetterlinge. FLÖGEL hat allerdings die wichtigsten vergleichend-anatomischen Merkmale scharf und richtig erfaßt, seine Arbeit leidet aber an

ungenügender Anschaulichkeit, da er nur vier Mikrophotographien (Schnitte von Cossus ligniperda) gibt, deren Wert sehr beschränkt ist.

Flögel sagt, daß das Gehirn der Schmetterlinge dem der Orthopteren sehr nahe stehe, sogar näher als das der Käfer. Er erkennt bei Cossus ligniperda jederseits zwei schöne Becher, allerdings sehr viel kleiner als bei Periplaneta, aber von vollkommener Becherform. „Die Wand ist dick, die Höhlung nicht bedeutend, die Zahl der Zellen gering.“ Die Stiele der beiden Becher fließen in einen zusammen. Die Balken liegen unterhalb des zweiteiligen Zentralkörpers. Der rückläufige Stiel (das Vorderhorn Flögels) endet mit mehreren Ästen an der Vorderfläche des Gehirns. Der Lobus olfactorius ist ungemein stark ausgebildet; sehr große Geruchskörper stehen an der Peripherie. Die pilzförmigen Körper als Ganzes (das Gerüst Flögels) treten bei Cossus im Vergleich mit Periplaneta sehr zurück gegenüber den umhüllenden Faserzügen. Bei Sphinx Ligustri findet Flögel wesentlich dasselbe wie bei Cossus. Bei Vanessa polychloros und Cheimatobia brumata sollen die Becher jederseits zu einem verschmolzen sein, aber noch zwei getrennte Faserbündel entspringen lassen. Flögels vorläufige Befunde an Raupen und Puppen übergehe ich, da ich sie noch nicht nachprüfen konnte.

Johnas hat 1911 in seiner Arbeit über das Facettenauge der Lepidopteren auch den Lobus opticus des Gehirns berührt. Ein näheres Eingehen hierauf lohnt sich jedoch nicht, da er seine ungenauen Befunde über die optischen Ganglien mit einer falschen und sinnverwirrenden Nomenklatur belegt hat, worüber ich mich 1914b (S. 338) genügend geäußert habe.

Lageverhältnisse des Gehirns von Deilephila Euphorbiae.

Die mir vorliegenden Schnittserien von Deilephila haben frontale Richtung, d. h. gehen senkrecht zum Boden und senkrecht zur Längsachse des Tieres (Nomenklatur nach Jonescu 1909). Da der Kopf nicht wie bei Periplaneta senkreckt zur Körperachse getragen wird, sondern fast in der Verlängerung des Körpers, so entsprechen im wesentlichen die Frontalschnitte der Schmetterlinge den Horizontalschnitten bei Periplaneta und umgekehrt. Die pilzförmigen Körper z. B. liegen bei den Schmetterlingen fast horizontal, wenig nach vorn geneigt. Sie werden daher in Frontalschnitten quer getroffen (Taf. 20, Fig. 1—3). Die Brücke öffnet sich hufeisenförmig bei Deilephila nach unten, bei Periplaneta nach hinten. Die Einteilung des Gehirns in Oberschlundganglion mit

Proto-, Deutero- und Tritocerebrum und in Schlundkonnektive und Unterschlundganglion läßt sich nach Lage und Struktur, sowie den abgehenden Nerven ohne größere Schwierigkeiten bewerkstelligen. Wir beginnen mit den vergleichend-anatomisch wertvollsten Teilen des Protocerebrums, den pilzförmigen Körpern.

Die pilzförmigen Körper.

Im Verhältnis zur Gesamtgröße des Gehirns und des Protocerebrums im besonderen treten die pilzförmigen Körper stark zurück. Sie sind vollkommen symmetrisch und liegen nahe der dorsalen Wand des Gehirns. Die Becher und Becherzellen bilden nach rückwärts haubenförmige Ausbuchtungen, die Pilzzellhauben von KÜHNLE (1913). Folgen wir einer Frontalschnittserie von



Textfig. 1.



Textfig. 2.



Textfig. 3.

Textfig. 1—3. Zelltypen aus dem Gehirn von Deilephila Euphorbiae nach Konservierung mit Formol-Alkohol und Färbung mit MALLORYschem Gemisch und Hämatoxylin. Textfig. 1. Riesenzelle aus dem Unterschlundganglion, unipolar. Textfig. 2. Bipolare und multipolare Zellen aus der Pars intercerebralis. Textfig. 3. Unipolare Zellen vom Becherzellentypus aus dem Unterschlundganglion.

hinten her, so treffen wir in den zuerst noch getrennten Pilzzellhauben je zwei deutlich getrennte Becherzellengruppen. Die Becherzellen sind kleine, eng zusammengelagerte Zellen mit scharf gezeichneter Wandung und wenig Plasma, aber großem chromatinreichem Kern (Textfig. 3). Ihre Lagerung und die gelegentlich sichtbaren Fortsätze lassen sie als unipolare Zellen erkennen, deren Axone sich oralwärts sammeln. Im Schnitt 5, also nach 40 μ, erscheint dann in der Mitte die Glomerulensubstanz der Becher, zuerst als zwei sich berührende Halbringe, deren konkave Seiten sich lateral- bzw. medialwärts öffnen. In die Höhlungen sieht man die Fortsätze der Becherzellen einströmen. Auf Schnitt 5 ist noch der größte Teil der Höhlung von Becherzellen erfüllt; auf Schnitt 6 treten sie stark gegen die Fasern zurück, und auf

Schnitt 7, den Taf. 20, Fig. 1 wiedergibt, sind nur noch wenige Zellen in der Höhlung vorhanden. Der innere Becher (*i. B.*) bildet schon auf Schnitt 6 einen Ring, der äußere (*ä. B.*) ist auf Schnitt 7 lateral noch ein wenig offen (Taf. 20, Fig. 1) und ist erst auf Schnitt 9 vollkommen geschlossen. Die Becherglomerulen sind sehr eng gedrängt und sehr klein, kleiner als die Becherzellen. Die Naht der mit abgeplatteter Grenzfläche eng aneinanderliegenden Becher ist nicht sehr scharf (Taf. 20, Fig. 1), besonders ventral ist der Übergang ein kontinuierlicher (Taf. 20, Fig. 2). An der inneren Becherwand sieht man zahlreiche Fasern aus den Bechern austreten und zwischen den von den Zellen einströmenden Fasern plötzlich endigen. Da sich gelegentlich auch eine Faserverzweigung unmittelbar beobachten läßt, darf ich annehmen, daß in gleicher Weise wie bei Periplaneta und den Hymenopteren auch bei Lepidopteren die Becherglomerulen von den Dendriten der Becherzellen gebildet werden. Im Innern der Becherhöhlung erscheinen, der gemeinsamen Wandung angedrückt, die Querschnittsbilder der Faserbündel, die den Anfang der Pilzstiele bilden (Taf. 20, Fig. 1 *St*). Abgesehen von den Einströmungsstellen sind die Becher nach außen scharf von einer Neurilemmscheide umgrenzt. Von den umgebenden Zellen treten Fasern nur an den offenen Stellen ein (Taf. 20, Fig. 1 u. 2). Auf Schnitt 10 sind keine Zellen in den Bechern und keine Einströmungen mehr zu sehen. Die Brennpunkte der immer noch sehr dicken elliptischen Glomerulenmasse werden von den quergeschnittenen Stielen eingenommen. Geht man nun frontalwärts weiter, so tritt unerwarteterweise eine neue Becherzellengruppe auf, die auf Schnitt 11—13 ihre Fasern mit deutlicher Einströmung in die Glomerulenmasse entsendet. Schnitt 12 ist in Taf. 20, Fig. 2 wiedergegeben. Ich stelle also bei Deilephila das Vorhandensein eines dritten, dorsal-oralwärts von den beiden anderen gelegenen Bechers fest. Gegen die Bezeichnung Becher könnte man einwenden, daß die Bechernatur hier nicht so ausgesprochen ist, da keine Zellen in den Hohlraum eindringen und da die Fasern dieses dritten Bechers keinen gesonderten Pilzstiel bilden, sondern sich den beiden anderen Stielen beigesellen, die in den folgenden Schnitten nahe zusammenrücken. Bei Schnitt 13 beginnt ein sehr starkes Faserbündel dorsal von den Stielen in horizontaler Richtung durch die Glomerulenmasse durchzutreten, was auf Schnitt 14—17 noch deutlicher wird. Die Zellen dieses sehr starken Faserbündels liegen lateral unter den Zellen des äußeren Bechers. Sie sind etwas größer als die Becher-

zellen, meist länglich geformt mit gegen die Becher ausgezogenem Fortsatz. Diese Einströmung zwischen die Becherglomerulen kann nicht als weiterer Becher betrachtet werden, da die Fasern sich nicht den Pilzstielen beigesellen, sondern geradewegs durchgehen, eine Querkommissur in die andere Gehirnhälfte bilden und dort wieder mit den Becherglomerulen in Verbindung treten. Es liegen aber in den Schnittbildern alle Anzeichen dafür vor, daß die durchtretenden Fasern ihre Dendriten in die Becherglomerulen entsenden, so daß wir hier eine breite Verbindungsbahn der beiderseitigen pilzförmigen Körper vor uns haben. Ferner gehen eine Anzahl dieser Fasern nach dem Austritt aus den Pilzen zu der von Schnitt 12—15 auftretenden Brücke (Taf. 20, Fig. 2 *Br*). In Schnitt 16—18 wird die Stelle der verschwundenen Brücke von zahlreichen Querfaserzügen (Kommissuren) eingenommen, die den bei Schnitt 19 beginnenden Zentralkörper einhüllen. Ihnen gesellen sich auch noch Fasern von jenem die Becher durchquerenden Bündel bei. Wir dürfen daher in letzterem auch eine Verbindung der Pilze mit der Brücke und dem Zentralkörper erblicken. Ferner lassen Schnitt 15 und 16 mit jeder wünschenswerten Deutlichkeit erkennen, daß ein starkes Faserbündel aus der lateral-medialen in die orale Richtung umbiegt. Sein Querschnitt, der den Durchmesser eines Pilzstiels hat, läßt sich in allen folgenden Schnitten (15—30) weiterverfolgen. Das Bündel tritt seitlich am Zentralkörper vorbei, senkt sich dann etwas nach außen und löst sich teils in den Glomerulen des Deuterocerebrums auf, teils tritt es ins Unterschlundganglion über. Es ist der bei Periplaneta und allen anderen Insekten stets vorgefundene Riechstrang, der die Verbindung des Deuterocerebrums, also des Zentrums der Antenne, mit den pilzförmigen Körpern herstellt. Seine Zellen liegen hier allerdings deutlich lateral der Pilze, während sie sonst gewöhnlich in der Pars intercerebralis beobachtet wurden. Deilephila bestätigt also die von mir aufgestellte Annahme, daß die Becherglomerulen das Verbindungsorgan der Pilze mit den Sinneszentren und den übrigen Teilen des Nervensystems sind. Die zweifellos auch vorhandene Verbindung mit dem Opticusganglion konnte nicht einwandfrei festgestellt werden, da das letztere sehr nach vorne gelagert ist und erst auf Schnitt 20 mit dem übrigen Protocerebrum in Verbindung tritt. Während der dorsal der Stiele und der durchtretenden Faserzüge gelegene Teil der Becherglomerulen in Schnitt 13 und 14 verschwindet, setzen sich die Becher ventral der Stiele noch bis zu Schnitt 17 fort. Von Schnitt

18 an sind die Pilze durch den im Verhältnis zu den großen Bechern auffallend kleinen Querschnitt der Stiele vertreten. In Schnitt 16—19 lassen die beiden eng nebeneinanderliegenden Stiele einen inneren faserigen Kern von einer äußeren, den Kern halbringförmig (dorsal offen) umgebenden feinglomeruligen Masse unterscheiden. In Schnitt 20 erscheint in der Mitte zwischen Zentralkörper und Pilzstielen, aber mehr dorsal nahe der Oberfläche des Gehirns der Querschnitt des rückläufigen Stiels, etwas kleiner als der Querschnitt der Pilzstiele, aber von Anfang an dreiteilig. Er besteht wie bei anderen Insekten aus sehr feinkörniger Glomerulensubstanz. In Schnitt 24 findet die im Frontalschnitt knieförmige Vereinigung der beiden Stiele statt. Ist also der rückläufige Stiel kurz und dünn, so erscheint der Balken um so stärker. Außer dem medialwärts umbiegenden Balken finden wir aber noch zwei weitere Stielenden vor, deren knollig angeschwollene Enden sogar noch eine weitere Teilung zuließen (Taf. 20, Fig. 3). Wir haben hier einen Zustand, wie ich ihn ähnlich 1914a bei einigen Käfern beschrieben, jedoch noch stärker differenziert, so daß er stark an die Verhältnisse bei Forficula (Kühnle 1913) und an die Trauben bei Lepisma (Böttger 1910, Holmgren 1916) erinnert. Man wird daher diese Endigung der Stiele als primitiven Charakter ansprechen dürfen. Die eigentlichen Balken (*Ba*) sind nicht horizontal wie gewöhnlich bei den Insekten, sondern mit etwa 35° gegen die Horizontalebene nach abwärts geneigt (Taf. 20, Fig. 3). Sie stoßen median nicht zusammen, sondern lassen eine breite Fuge zwischen sich, in welche sich die unmittelbar vor den Balken befindliche Vorderwand des Gehirns einsenkt. Der Balken ist durchweg zweiteilig, der dorsale Teil geht etwas weiter medial als der ventrale (Taf. 20, Fig. 3), beide endigen mit knolligen Anschwellungen, wobei sie noch teilweise in Verbindung treten. Von den beiden anderen Stielenden, die ebenfalls mit mehreren Anschwellungen enden, liegt das eine dorsal-medial von der lateralen Ursprungsstelle des Balkens (Taf. 20, Fig. 3 *St 3*), das andere in der lateralen Verlängerung des Balkens (*St 4*). Bei der Vereinigung der fünf Stiele (Pilzstiel, rückläufiger Stiel, Balken und zwei weitere Stielenden [*St 3* u. *4*]), die alle in sich wieder mindestens zweiteilig sind, findet ein so reger Faseraustausch statt, daß es nicht möglich war, bestimmte Regeln festzustellen. Gegen die umgebenden Teile des Gehirns (Protocerebrum) sind die Stiele nicht so scharf abgegrenzt, wie wir das von Periplaneta und anderen Insekten gewohnt sind. Da eine

besondere Neurilemmscheide fehlt, ist Faserübertritt in die Stiele möglich und an manchen Stellen sehr wahrscheinlich, jedoch nirgends so stark, daß man von einer Fasereinströmung reden könnte. Man muß daher wohl auch für Lepidopteren an der Regel festhalten, daß die Pilzstiele wesentlich in sich geschlossene Gebilde sind, in denen die Endbäumchen der Axone der Becherzellen in komplizierte Verbindung untereinander treten.

Kopec hat 1918 durch Beobachtung der Ausfallserscheinungen bei Exstirpation des Ober- oder des Unterschlundganglions Reflexe und Instinkte bei Raupen und Faltern zu lokalisieren versucht. Die Koordination der Beinbewegung ist hiernach vom Oberschlundganglion unabhängig, dagegen muß sich dort ein Zentrum für die Koordination aller zur Nahrungsaufnahme dienenden Bewegungen befinden. Ferner fehlt den enthirnten Faltern der Kopulationsinstinkt ganz, sowohl ♂ wie ♀. Beim ♀ wird auch die Eiablage unkoordiniert. Der enthirnte Schwammspinner (Lymantria dispar) z. B. legt ohne Gehirn seine Eier lose, vereinzelt und ohne Wolle frei am Boden ab. Die komplizierteren Instinkte müssen also ihren Sitz im Gehirn haben. Da ich Holmgren darin durchaus zustimme, daß, wie für die erworbenen Bahnen (das Gedächtnis) so auch für die ererbten Bahnen (die Instinkte) hauptsächlich diejenigen Gehirnteile in Betracht kommen, die reiche eigene Zellgruppen besitzen, so kann es sich mit großer Wahrscheinlichkeit nur um die pilzförmigen Körper als Sitz dieser Instinkte handeln, zumal da bei Ausübung dieser Instinkte alle Sinnesorgane mitwirken müssen. Denn kein Teil des Gehirns, der gleichzeitig eine nennenswerte eigene Zellgruppe besitzt, ist so gut mit allen Sinneszentren verbunden wie die pilzförmigen Körper. Der ebenso gut verbundene Zentralkörper enthält keine eigene Zellgruppe, dürfte daher auch aus diesem Grunde nur zur unmittelbaren Vermittlung einfacherer Tätigkeiten dienen, vielleicht eben der erwähnten Koordination aller zur Nahrungssuche und Aufnahme dienenden Bewegungen. Leider erwähnt Kopec nichts über den etwaigen Einfluß einseitiger Enthirnung auf die Instinkte. Dies würde eine Beurteilung der von Demoll 1917 aufgeworfenen Frage gestatten, ob der „Gedächtnisschatz" der beiderseitigen, meist sehr scharf voneinander getrennten pilzförmigen Körper derselbe oder irgendwie verschieden sei. Demoll benützt meine beiden 1914 b gegebenen Schemata über den Neuronenverlauf im Oberschlundganglion und weist auf das Auffällige hin, das darin liegt, daß dort keine direkten Verbindungsfasern der beiderseitigen

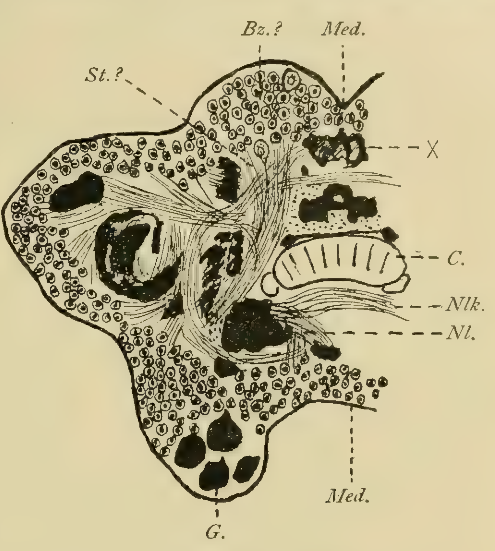
pilzförmigen Körper gegeben sind. Zu einem solchen Schluß darf jenes Schema nicht benützt werden, da es nur die wichtigsten und sichersten Neurone enthält, also von vornherein unvollständig ist. Wenn zwar eine Verbindung der beiderseitigen Stiele bei Periplaneta geleugnet werden muß, so ist doch eine Verbindung der beiderseitigen Becher sehr wahrscheinlich. Bei Deilephila konnte ich nun diese allerdings wichtige Faserbahn mit genügender Deutlichkeit verfolgen.

Vergleichend-anatomische Betrachtung der Pilze.

Die pilzförmigen Körper von Deilephila zeigen durch ihre relativ geringe Zellenzahl, durch die Dreizahl der Einströmungen (Becher), durch die zarte Entwicklung der Stiele, die reiche Verzweigung derselben und ihre verhältnismäßig unscharfe Begrenzung gegen das übrige Protocerebrum primitive Charaktere. Sie schließen sich unter den bekannten Insektengehirnen am engsten an Forficula an. Beide zeigen durch ihre reichen Stielendigungen Ähnlichkeit mit Lepisma saccharina, wo durch Böttger 1910 traubenförmige Stielenden festgestellt wurden. Holmgren hat nun 1916 Lepisma noch einmal bearbeitet und nicht unwesentliche Zusätze zu Böttgers Befunden gemacht, worauf hier kurz eingegangen werden muß. Er schreibt: „Zu hinterst liegt das nach den Seiten hin zugespitzte Protocerebrum, das hinten in zwei kegelförmigen, großen Loben ausgezogen ist. Diese Loben bezeichne ich als Medialloben“ (S. 233). Diese Medialloben bestehen aus je zwei Globulizellgruppen, die durch ihre kleinen stark chromatischen Zellen deutlich hervortreten (S. 235). Die Fasern sammeln sich zu zwei Bündeln, bilden zwei Stiele und die „Faserkugel“ besteht eigentlich aus zwei gegeneinander gerichteten Faserhalbkugeln (Homologa der Becher). „Es gibt also schon bei Lepisma zwei Globuli, zwei Gruppen von Stielglomeruli und zwei Stiele.“ Die Zahl der Beeren, in denen die Stiele enden, hat Holmgren auf 13 erhöht, er findet 4 an der hinteren, 9 an der vorderen Traube. Für sehr wichtig zum Vergleich der Pilze erachtet es nun Holmgren, daß seine aus den Globulizellen (Pilzzellen, Becherzellen) bestehenden Medialloben ihrem Namen zum Trotz nicht medial zusammenstoßen, sondern eine Gruppe Zellen zwischen sich haben. Aus dieser Zellgruppe macht Holmgren einen besonderen „Nackenlobus“, obgleich seine Abbildungen so wenig wie diejenigen Böttgers eine besondere Hervorwölbung, einen Lobus erkennen lassen. In einer brieflichen Mitteilung gibt mir Holmgren allerdings

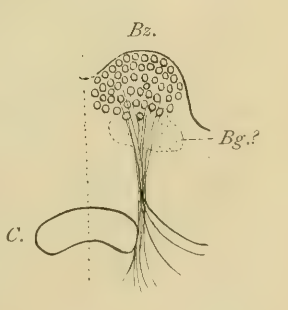
eine Skizze, in der er diesen Nackenlobus als besondere kleine Ausbuchtung andeutet. Trifft dies zu, so kann ich dem doch keine besondere Bedeutung beimessen. Diese medialen Zellgruppen sind nichts anderes als Teile der Pars intercerebralis, die auch bei anderen Insekten medial zwischen den Pilzen liegen. Bei Periplaneta bilden ihre Fasern den Riechstrang oder gehen zur Brücke und zum Zentralkörper. Auf S. 257 heißt Holmgren den Teil selbst Pars intercerebralis. Zugunsten von Holmgren spricht besonders seine kurze Bemerkung über das Gehirn von Grasiella praestans (S. 240): „Es liegen nämlich die Globuli mehr lateralwärts als bei Lepisma und zwischen die Globuli der Gegenseiten sind zwei Nackenloben von ansehnlichen Dimensionen hineingeschoben.“ Daß aber die Übertragung dieses auffallenden Verhaltens auf Lepisma nicht unbedingt notwendig ist, geht aus der vergleichenden Zusammenstellung Holmgrens hervor, in der er schreibt (S. 241): „Nackenloben nicht ausgebildet (Lepisma), wohl entwickelt (Grasiella)“. Dieses vermeintliche Abrücken der pilzförmigen Körper von der Mediallinie benützt nämlich Holmgren neben anderen Gründen dazu, um bei Tomocerus die von Kühnle und mir gemachte Annahme zu bestreiten, daß die Homologa der Pilze bei Tomocerus in Zellen und Fasern zu suchen sind, die die gleiche Lage haben wie bei höheren Insekten (Textfig. 4 und 5, *Bz*). Die Pilzzellhauben Kühnles sollen nichts weiter sein als jene „Nackenloben“. Er schreibt (S. 256): „Nun behaupte ich, das die Nackenloben mit den „Pilzzellhauben“ (Globuli I oder II) nichts Gemeinsames haben, und beweise dies leicht, indem ich konstatiere, daß diejenigen Faserbündel, welche Kühnle als Stiele (Textfig. 4 *St*) bezeichnet hat, teils zu der Protocerebralbrücke und dem Zentralkörper gehen, teils in die Protocerebralloben und in die Schlundkommissuren eintreten.“ Ich kann in diesem verschiedenartigen Faserverlauf keinen entscheidenden Grund gegen die Annahme finden, daß sich unter diesen Fasern diejenigen befinden, die als Vorläufer der Stiele aufzufassen sind. Sie sind hier nur so wenig zahlreich und so wenig differenziert, daß sie von den Fasern der Pars intercerebralis (Riechstrang, Verbindungen zu Brücke und Zentralkörper u. a.) nicht scharf getrennt werden können. Auch bei Periplaneta gehen Fasern aus der Pars intercerebralis direkt in die Schlundkonnektive über (1914 b, Textfig. 12, Neuron 19). Die von Kühnle und Holmgren angewandten Methoden sind nur geeignet, größere Faserbündel nachzuweisen,

können aber nicht einzelne Fasern in ihrem Verlauf feststellen. Die Bilder HOLMGRENS, von denen ich in Textfig. 4 eines wiedergebe, lassen ganz gut die Deutung zu, daß wir in den Fasern *St* die Vorläufer der Pilze samt ihren Verbindungsfasern nach verschiedenen Gehirnteilen erblicken. Dann müßten in der Nähe der „Stiele" deren Dendriten Homologa der Becherglomerulen bilden. KÜHNLE und ich haben solche in neben den Stielen liegenden nicht scharf abgegrenzten Massen vermutet (Textfig. 5, *Bg*?). Ich halte es für möglich, daß dasselbe für die „hintersten dorsalen Faserballen" des Gehirns gilt, die HOLMGREN für „vollständig rätselhaft" ansieht (Textfig. 4 *x*). Ich



Textfig. 4. Horizontalschnitt durch das Gehirn von Tomocerus plumbeus (nach HOLMGREN). *St.?* Stiel nach der Auffassung KÜHNLES, *Bz.?* Becherzellen nach derselben Deutung, X fragliche Glomerulenbildungen (vielleicht Becherglomerulen ?), *C.* Zentralkörper, *Nlk.* Nebenlappenkommissur, *Nl.* Nebenlappen, *G.* Glomerulen des Deuterocerebrums, *Med.* Medianebene.

teile daher nicht die Ansicht HOLMGRENS, daß der „nebenlappenähnliche Globularapparat" von Tomocerus (Textfig. 4 *Nl* u. *Nlk*) nicht nur dem Nebenlappen der Pterygoten entspreche, sondern auch die Homologa der Pilze einschließe (Stielglomeruli und Stielkommissuren, S. 269). Hierauf komme ich noch zurück (S. 452). Die nach meiner Überzeugung unbedeutende Entwicklung der Pilze bei Tomocerus ver-



Textfig. 5. Schema der pilzförmigen Körper und des Zentralkörpers im Gehirn von Tomocerus flavescens (nach KÜHNLE). *Bz.* Becherzellen (entsprechen den Globuli). *Bg.* Becherglomerulen (entsprechen den Stielglomerulen). *C.* Zentralkörper.

anlaßt mich, auch bei den übrigen Apterygoten: Campodea, Japyx, Machilis die Homologa der Pilze in erster Linie in den unter die Zellen der Pars intercerebralis (Nackenloben) gemengten

Globulizellen und unter den von dort ausgehenden mit Brücke und Zentralkörper in Verbindung tretenden Fasern zu suchen. Wenn bei Japyx und Campodea infolge Fehlens der Augen und Sehlappen eine Seitwärtsverlagerung der Pilze noch plausibel erscheinen könnte, so gilt das gleiche nicht für Machilis und Tomocerus (vgl. S. 456).

Aus den erwähnten Gründen kann ich den von Holmgren aus dem Vergleich von Japyx, Machilis und Tomocerus heraus unternommenen Versuch, meine 1913 und 1914 b aufgestellte Arbeitshypothese über das umgekehrte Verhältnis in der Entwicklung der pilzförmigen Körper und des Zentralkörpers zu widerlegen, nicht als gelungen anerkennen. Das gleiche gilt für den Satz Holmgrens (S. 280): „Die größten Pilze unter den Insekten treffen wir nicht unter den Insekten mit hoher „Intelligenz", sondern bei Japyx!" Ich konnte mich nicht überzeugen, daß es sich bei den erwähnten Gebilden, ebenso wie auch bei den riesig entwickelten Globuli von Limulus wirklich um Homologa der pilzförmigen Körper handelt. Ihre Bedeutung im Gehirn bleibt noch fraglich und ihre Ähnlichkeit mit den pilzförmigen Körpern ist nur als Analogie aufzufassen.

Brücke und Pars intercerebralis.

Medial zwischen den beiderseitigen pilzförmigen Körpern, ventral vom Zentralkörper begrenzt, liegt die Pars intercerebralis. In ihr befindet sich die hufeisenförmige, nach unten offene Brücke. Sie besteht gewöhnlich ganz aus Glomerulensubstanz, bei Deilephila jedoch nur die beiderseitigen Wölbungen, während die Mitte von einer Faserkommissur gebildet wird. Sie beginnt in der erwähnten Frontalschnittserie zu 10 μ in Schnitt 12 (Fig. 2 *Br*) jederseits als kleine, leicht gebogene, ventral konkave Glomerulenmasse. Die Glomerulen sind von länglicher Form und der Längserstreckung der Brücke parallel angeordnet. Gleich zu Beginn ist eine sehr deutliche Fasereinströmung von den ventral der Becher gelegenen Zellen zu beobachten. Diese Zellen sind etwas größer als die Becherzellen und orientieren sich mit ihren Achsenfortsätzen gegen die Brücke (Taf. 20, Fig. 2). Die meisten derselben sind vom Typus der Becherzellen mit großem, chromatinreichem Kern (Textfig. 3). Dazwischen sind einige multipolare Zellen eingestreut (Fig. 2) vom Typus der Textfig. 2. Da diese ventral und medial der Pilze gelegene Zellgruppe mit den Bechern, von denen sie durch Neurilemm getrennt ist, nichts zu tun hat, müssen wir sie

zur Pars intercerebralis rechnen. In Schnitt 14 vermehren sich die Fasereinströmungen in die Brücke von allen Seiten, besonders auch von der medial-ventralen Seite, also der konkaven Seite der Brücke. Faserübertritt zwischen der rechten und linken Hälfte der Brücke findet bis Schnitt 14 nicht statt. Erst auf Schnitt 15 sind die beiderseitigen Brückenteile durch ein breites Faserband verbunden. Ein Übergreifen der Glomerulenmasse tritt also im Gegensatz zu Periplaneta und anderen Insekten nicht ein. Die medianen Enden der beiderseitigen Glomerulenteile der Brücke machen noch eine kleine Biegung nach vorn, so daß auf Schnitt 16 noch die letzten Enden derselben zu finden sind. Gleichzeitig tritt in Schnitt 15 und 16 der erwähnte, von lateral gelegenen Zellen ausgehende, durch die Becher hindurchtretende Faserzug teilweise an die Brücke heran und gibt Fasern in dieselbe ab. Auch mit dem unter ihr gelegenen Zentralkörper tritt die Brücke zweifellos in Faserverbindung. Von den Verbindungen zu anderen Gehirnteilen ist ein breiter Faserzug zu den optischen Ganglien mit Sicherheit zu verfolgen, obgleich dieselben erst von Schnitt 20 an in Erscheinung treten. Solange es von Schnitt 17—20 in frontaler Richtung verläuft, läßt sich dieses Bündel an den Querschnittsbildern verfolgen. Es steht dann an Umfang kaum dem mehr medialwärts, seitlich vom Zentralkörper verlaufenden Riechstrang nach. Die Befunde bei Deilephila sprechen also nicht gegen meine mehrfach geäußerte Anschauung, daß wir in der Brücke ein Organ vor uns haben, das die Eindrücke der beiderseitigen optischen Ganglien zu verknüpfen hat. Dabei ist natürlich nicht ausgeschlossen, daß auch noch andere Gehirnteile, wie der Zentralkörper, die unmittelbaren optischen Kommissuren oder die Protocerebralloben, besonders die Nebenlappen dieser Anfgabe dienen. Die Brücke ist ja trotz der großen Augen und der großen optischen Ganglien bei Deilephila nicht sehr stark ausgebildet, sie ist sogar schwächer als bei Periplaneta, wo doch die optischen Ganglien weniger gut entwickelt sind. Man kann dies auch dem gänzlichen Fehlen der Ozellen bei Deilephila zuschreiben, die bei Periplaneta wenigstens noch rudimentär vorhanden sind. Gerade die Ozellarnerven konnten ja stets zur Brücke verfolgt werden, so daß wir eine wichtige Aufgabe der Brücke in der Verknüpfung der Eindrücke der Punktaugen mit denjenigen der Facettenaugen sahen (1914 b, S. 291). Holmgren 1916 macht jedoch darauf aufmerksam, daß unter den Apterygoten Japyx und Campodea trotz Fehlen der Facettenaugen und Ozellen eine wohlentwickelte

Brücke besitzen. Die Brücke könne deshalb nicht ausschließlich optischen Eindrücken dienen. Als psychisches Organ könne sie aber nur eine untergeordnete Rolle spielen (S. 286).

Außer den bereits genannten, die Brücke versorgenden Zellen der Pars intercerebralis besitzt dieselbe bereits vor dem Erscheinen der Brücke auf Schnitt 6—12 medial ventral der Becher eine reiche Zellgruppe, deren Fasern sich frontalwärts sammeln und in erster Linie das Faserpolster des Zentralkörpers bilden. Diese Zellen sind größtenteils vom Typus der Becherzellen, aber etwas größer. Dazwischen befinden sich aber ziemlich reich bedeutend größere Zellen vom Typ der Textfig. 1 und 2, die teils unipolar, teils bipolar oder gar multipolar sind. Jedoch bilden sie kein Syncytium. Auf Schnitt 15—17 erscheint dorsalmedial jederseits eine unbedeutende, aber deutlich abgegrenzte Zellgruppe, deren Fasern in ventral-medialer Richtung sich hinter dem Zentralkörper kreuzen und in die andere Hemisphäre übertreten. Ihre Bedeutung bleibt fraglich.

Der Zentralkörper.

Die Glomerulensubstanz des Zentralkörpers beginnt auf Schnitt 19 hantelförmig, wird auf Schnitt 20 größer und trapezförmig (dorsal breiter); auf Schnitt 21 tritt deutliche Zweiteilung auf. Der dorsal kleinere, spindelförmig nach den beiden Seiten ausgezogene Teil besteht aus feinen Glomerulen und läßt keine weitere Teilung zu. Der größere untere Teil, der den oberen tellerartig trägt, zeigt zahlreiche Faserbündeleinströmungen von der ventralen Seite her, wodurch seine feine Glomerulensubstanz in eine ganze Anzahl Teile geteilt erscheint. Auf Schnitt 23 verschwindet der obere Teil, der untere verliert seinen mittleren Zusammenhang. Die seitlich sich noch etwas frontalwärts fortsetzenden Glomerulenmassen sind auf Schnitt 25 ebenfalls verschwunden. Der Zentralkörper wird da, wo keine Fasern eintreten, von Neurilemm umgeben. Neurilemmkerne sind häufig, Ganglienzellen aber fehlen in unmittelbarer Umgebung des Zentralkörpers. Vor dem Zentralkörper liegen starke Querkommissuren der optischen Ganglien und des Deuterocerebrums, von welchen abgehende Dendriten deutlich in den Zentralkörper verfolgt werden konnten. Überhaupt ist der Zentralkörper in ein dichtes Netz vorbeiziehender Fasern eingesponnen, woran sich Fasern aus sämtlichen Gehirnteilen beteiligen. Das regelmäßige Eintreten von Faserbündeln in den Zentralkörper erinnert an die Fadenverteilung in Spinnerei-

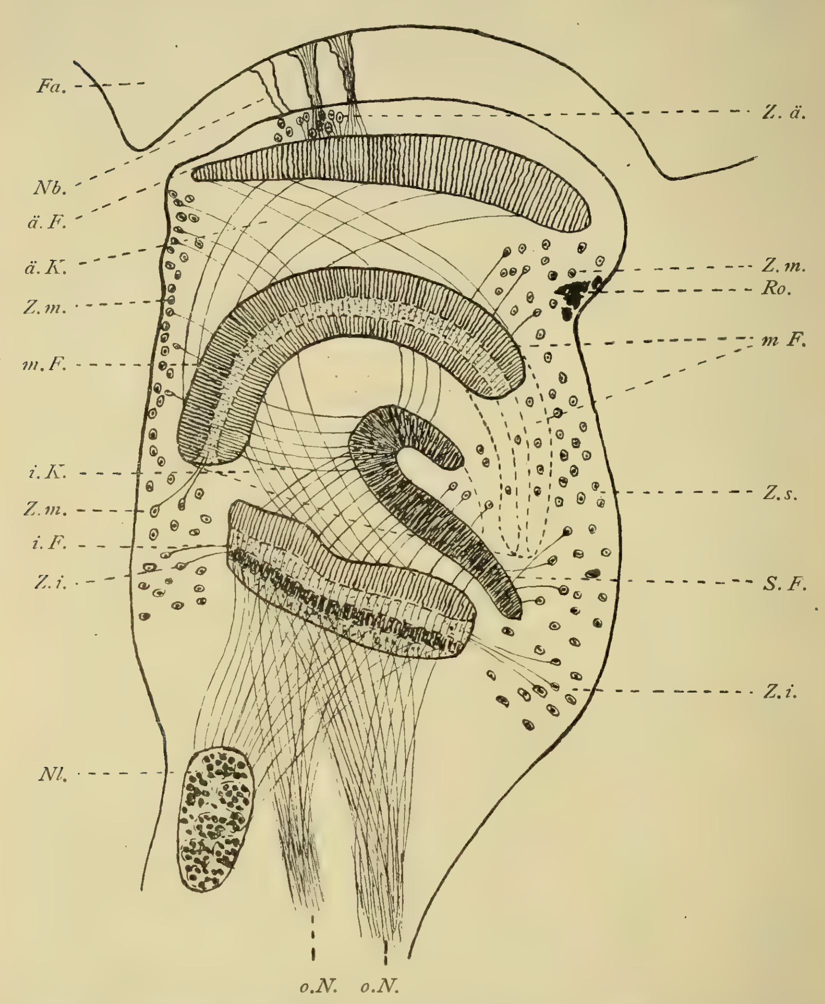
maschinen. Darum hat wohl schon BERGER den Zentralkörper als Verteilungsorgan der Faserzüge aufgefaßt. Daß er jedoch nicht nur Verteilungsorgan, sondern in erster Linie Assoziationsorgan ist, wird durch seine reiche Glomerulensubstanz bewiesen. Seine Größe ist bei Deilephila nicht unbedeutend, tritt aber gegenüber niederen Insekten im Verhältnis zur Gesamtgröße des Gehirns stark zurück. Er scheint funktionell teilweise von den pilzförmigen Körpern abgelöst zu werden, wie ich 1913 u. 1914 b näher ausführte.

Die optischen Ganglien.

Der Wolfsmilchschwärmer fliegt in später Dämmerung, sein Flug ist sehr rasch, er saugt im Schweben. Nebenaugen fehlen ihm wie allen Schwärmern. Die Facettenaugen sind durchaus nicht klein und auch die Sehlappen (Lobi optici) eher größer wie bei Papilio. Sie sind zusammen größer als das ganze übrige Protocerebrum. Im Gegensatz zu anderen Insekten liegen die Sehlappen nicht lateral vom Gehirn, sondern lateral-frontal, so daß in einer Frontalschnittserie von vorn her zuerst die Sehlappen mit dem Unterschlundganglion erscheinen, dann erst das Deuterocerebrum und zuletzt das übrige Protocerebrum. Wenn die Balken beginnen, hört das Ganglion opticum auf. In der Nomenklatur der einzelnen Teile, die leider in der Literatur sehr verschieden ist und zu Mißverständnissen führen kann, schließe ich mich an meine Arbeiten von 1914 an (Nomenklaturfrage 1914 b, S. 338). Deilephila (und ebenso Papilio) haben, wie ich das bei Cetonia aurata 1914 a zum ersten Male beschrieb, außer den auch bei anderen Insekten (z. B. Tenebrio, Hymenopteren, Libellen) beobachteten drei Fibrillärmassen noch eine vierte, sich von der Seite her zwischen die zweite und dritte einschiebende Fibrillärmasse, die ich bei Cetonia Seitenfibrillärmasse nannte. Ich will, um nicht neue Benennungen einführen zu müssen, diesen Namen hier übernehmen, obgleich er für die Verhältnisse bei Deilephila nicht ganz passend erscheint (Textfig. 6 *S.F.*). Textfig. 6 zeigt in einem nach Frontalschnitten kombinierten Schema den Bau des Lobus opticus. Behandelt man, wie üblich, die einzelnen Teile in der Reihenfolge von außen nach innen, so muß man in der Frontalschnittserie von vorne beginnen.

Die Facettenaugen sind, wie besonders aus der Pigmentlagerung geschlossen werden kann, typische Superpositionsaugen. Sie sind an ihrem proximalen Ende von einer Grenzmembran bekleidet, durch deren Öffnungen neben Tracheen die Fortsätze der

Retinazellen treten. Diese sammeln sich zu Büscheln, welche die Nervenbündelschicht BERGERS bilden. Auf einem Schnitt werden etwa 40 Bündel getroffen (auf dem Schema Textfig. 6

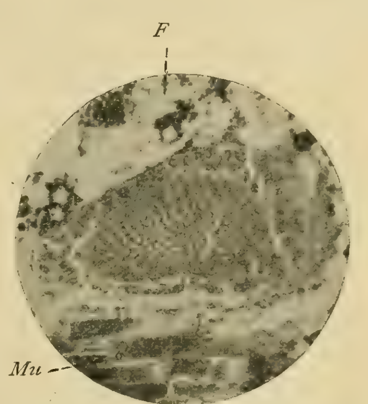


Textfig. 6. Schematischer Schnitt durch den Lobus opticus von Deilephila Euphorbiae. Vergr. 130 linear. *Nl.* Nebenlappen, *Z.i.* Zellen der inneren Fibrillärmasse, *i.F.* innere Fibrillärmasse, *Z.m.* Zellen der mittleren Fibrillärmasse, *i.K.* innere Kreuzung, *m.F.* mittlere Fibrillärmasse, *ä.K.* äußere Kreuzung, *ä.F.* äußere Fibrillärmasse, *Nb.* Nervenbündelschicht, *Fa.* Facettenauge, *Z.ä.* Zellen der äußeren Fibrillärmasse, *Ro.* Reste der Ozellen? *Z.s.* Zellen der Seitenfibrillärmasse, *S.F.* Seitenfibrillärmasse, *o.N.* optische Nerven.

angedeutet durch *Nb*). Die Bündelschicht ist kurz und gedrängt. Die Nervenbündel treten durch entsprechende Öffnungen der bindegewebigen Gehirnhülle ein und verteilen sich dann sofort

wieder in einzelne Fasern. Die Nervenbündel sind sehr stark mit Bindegewebe und besonders Pigmentzellen bekleidet. Besondere Pigmentanhäufungen sind distal nahe der Grenzmembran der Facettenaugen und proximal dem Gehirn angelagert. Die Zwischenräume sind von Blutlakunen erfüllt.

Das erste (äußere) Ganglion opticum besteht aus einer distalen Zellschicht, der Körnerschicht BERGERS, und der ersten (äußeren) Fibrillärmasse. Die Zellen der Körnerschicht stimmen in Größe und Typus mit den Becherzellen überein (Textfig. 3), sie lagern nicht zusammen, sondern zwischen die eintretenden und sich verteilenden Fasern der Nervenbündel eingestreut (Textfig. 6 *Z. ä.*). Ihre Zahl ist gering, sie übertrifft wohl kaum die Zahl der Ommatidien. Sie senden ihre Fortsätze in proximaler Richtung in die äußere Fibrillärmasse. Diese (Textfig. 6 *ä.F.*) hat die Form einer leicht gewölbten Kugelhaube mit dem Auge zugewendeter Konvexseite. Sie wiederholt also die Form des Facettenauges in etwas abgeschwächtem Maße. Der Bau der Fibrillärmasse ist, wie bei anderen Insekten, ein siebartiger (vgl. Textfig. 7); die Zahl der Löcher des Siebes ist den zahlreichen eintretenden Retinafasern entsprechend sehr groß. Die dazwischen stehen bleibenden Markpfeiler sind ähnlich wie bei Cetonia relativ dünn und zart. ZAWARZIN 1914 spricht bei Aeschna, wo das Bild der äußeren Fibrillärmasse sehr ähnlich ist, von palisadenförmiger Faseranordnung. Soweit sich der Faserverlauf verfolgen läßt, bestätigt er meine 1914 a geäußerte Anschauung, daß die aus der Retina kommenden Fasern der Nervenbündelschicht in den Markpfeilern der äußeren Fibrillärmasse ihre Endbäumchen haben, daß die Achsenfäden der Zellen der Körnerschicht durch die Löcher des Siebes treten, ihre Dendriten in die Markpfeiler entsenden und dann die äußere Kreuzung bilden. Diese Anschauung fand inzwischen eine glänzende Bestätigung durch die Arbeit ZAWARZINS 1914, dem es gelang, mit Hilfe spezifischer Nervenfärbungen den Verlauf der meisten Neurone der optischen Ganglien bei den Aeschnalarven aufzuklären (Textfig. 8).



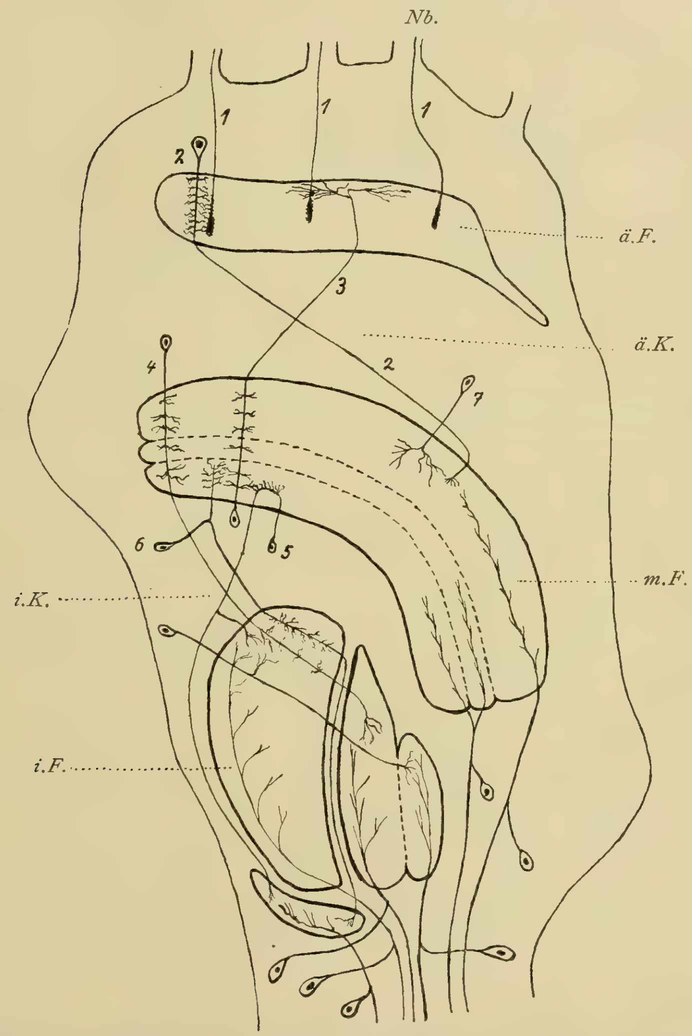
Textfig. 7. Längsschnitt (sagittal) durch die äußere Fibrillärmasse des Sehlappens des Mehlkäfers. Mikrophotographie des Verfassers. *F* Fett, *Mu* Muskeln.

Er sah die Fasern der Nervenbündelschicht in der Markschicht (= Fibrillärmasse) des ersten Ganglions mit kolbenförmigen Anschwellungen enden, die wahrscheinlich aus einem Neurofibrillennetz bestehen (Textfig. 8, Neuron 1). Die Zellen der Körnerschicht schicken ihre Fortsätze durch das erste Ganglion hindurch, wo sie „in der ganzen Ausdehnung desselben zahlreiche Kollateralen" abgeben (Neuron 2). Ich stimme Zawarzin zu, wenn er glaubt, mit einiger Sicherheit die Behauptung aufstellen zu können, daß jedem Ommatidium ein durchziehender Körnerzellenfortsatz entspricht. Zawarzin findet außer diesen Zellen mit durchtretenden Fasern noch in der äußeren und inneren Körnerschicht Zellen, deren Fortsätze in der Markschicht enden, die er deshalb Lokalzellen nennt. Diese Zellen scheinen bei Deilephila zu fehlen, wie überhaupt die innere Körnerschicht; denn an der inneren Wand der äußeren Fibrillärmasse finden sich nur einige Gliazellen, welche die austretenden Faserbündel stützen. Dagegen ist es sehr wahrscheinlich, daß Neurone wie das Neuron 3 der Textfig. 8, deren Zellen proximal von der zweiten Fibrillärmasse liegen, ihren Fortsatz in distaler Richtung durch diese hindurchsenden, die äußere Kreuzung bilden helfen und ihre Endbäumchen in der äußeren Fibrillärmasse ausbreiten, auch bei Deilephila zahlreich sind. Wir dürfen das schon daraus schließen, daß die Zahl der Fasern, welche die äußere Kreuzung bilden, die Zahl der Zellen der Körnerschicht um ein Vielfaches übertrifft.

Die äußere Faserkreuzung (Chiasma, Textfig. 6 *ä. K.*) besteht nicht in der Kreuzung einzelner Fasern, sondern ganzer Faserbündel, zu welchen sich die aus der Fibrillärmasse austretenden Einzelfasern sammeln. Im Frontalschnitt erscheinen dann jeweils zwischen zwei längsgetroffenen Faserbündeln der Kreuzung die reihenförmig angeordneten Querschnitte senkrecht zu ihnen verlaufender Bündel. Auch Tracheen mischen sich reichlich dazwischen. Bei Aeschna treten die sich kreuzenden Bündel nach Zawarzin (S. 190) durch die Löcher einer gefensterten Membran, von der die Fibrillärmasse proximal begrenzt wird (wie das Photo 4 Zawarzins deutlich zeigt). Eine solche Membran konnte ich bei Deilephila nicht wahrnehmen. Während sich die äußere Fibrillärmasse bei vielen Insekten mehrschichtig zeigt, wie Zawarzin es von Aeschna beschrieb und ich von Cetonia, erscheint sie bei Deilephila einheitlich, höchstens distal etwas dichter, aber ohne scharfe Grenze.

Auf die äußere Kreuzung folgt das gewaltig entwickelte

zweite Ganglion opticum, bestehend aus der zweiten (mittleren) Fibrillärmasse (Textfig. 6 *m.F.*) und den zugehörigen, fast auf allen Seiten dieselbe umgebenden Zellen (*Z.m.*). Die mittlere Fibrillärmasse hat die Form eines dickwandigen, stark gewölbten



Textfig. 8. Sehlappen der Libellenlarve (Aeschna). Schema des Neuronenverlaufs nach ZAWARZIN. *Nb.* Nervenbündelschicht, *ä.F.* äußere, *m.F.* mittlere, *i.F.* innere Fibrillärmasse, *ä.K.* äußere, *i.K.* innere Kreuzung.

Bechers, der sich in proximaler und teilweise apikaler Richtung öffnet. Der größte Durchmesser dieses Bechers wurde zu 540 μ gemessen (in der Textfig. 6 ist die größte Ausdehnung durch die

gestrichelte Linie angedeutet). Seine Wandung ist lateral gegen die Faserkreuzung, sowie frontal uud dorsal vollkommen geschlossen, dagegen verschwindet sie auf der ventralen Seite immer mehr, je weiter man in der Frontalschnittserie nach rückwärts vorschreitet. Die Stärke der Wölbung übertrifft alles, was von anderen Insekten bekannt ist. Dies bringt es mit sich, daß fast jede Schnittrichtung die Masse längs und quer trifft, sowie alle Übergänge vom Längs- zum Querschnitt zeigt. Beide Schnittrichtungen lassen erkennen, daß sie im Prinzip denselben Bau hat wie die äußere Fibrillärmasse, nämlich einen siebförmigen. Der palisadenförmige Querschnitt unterscheidet sich von dem der äußeren Fibrillärmasse lediglich durch die größere Dicke der Palisaden (Markpfeiler) und die deutliche Schichtung. Es lassen sich wenigstens 10 Schichten in der Markmasse unterscheiden; bei Tenebrio konnte ich sieben feststellen, Zawarzin bei Aeschna sogar 18. Die Schichtung kommt, wie Zawarzin nachweist, davon her, daß die Dendriten und Neuriten, die sich in der Markmasse aufsplittern, lagenweise angeordnet sind (Textfig. 8 *m. F.*). Am deutlichsten ist eine Zwischenlage stark verdünnter Glomerulensubstanz etwa in der Mitte der Fibrillärmasse, wie es ähnlich auch bei Aeschna und Cetonia der Fall ist. In dieser Zwischenlage ist der siebförmige Bau weniger deutlich ausgeprägt und auch durch quer geschnittene Fasern unterbrochen (Textfig. 6). Im Längsschnitt zeigen sich in gleicher Weise wie ich 1914 a bei Cetonia und 1914 b bei Tenebrio feststellte, zwischen größeren Löchern des Siebes kleinere in regelmäßiger Verteilung. Die Bündel der äußeren Kreuzung zerteilen sich in mehrere und splittern schließlich in Fasern auseinander, die in die Löcher der mittleren Fibrillärmasse eintreten. Am Eingang derselben befinden sich reichlich Gliazellen, aber fast keine Ganglienzellen. Im Gegensatz zu Aeschna, wo Zawarzins Photographie zwischen den einströmenden Kreuzungsfasern eine dicke Schicht Ganglienzellen zeigt, liegen nämlich nur ganz wenige von den Zellen der mittleren Fibrillärmasse (*Z. m.*) distal an der konvexen Seite der Wölbung. Diese Zellen liegen vielmehr zum größten Teil frontal, wo sie allerdings teilweise zwischen die Fasern der Kreuzung eindringen, ferner dorsal über der dorsalen Wölbung der Fibrillärmasse und dorsal-proximal in der Verlängerung derselben (Textfig. 6 *Z. m.*). Die Einströmungen der dorsalen Zellen gehen teilweise durch die Kreuzungsfasern hindurch und verstärken so den Eindruck der Kreuzung (wie bei Cetonia, wo die entsprechenden Zellen aber ventral liegen). Doch handelt es

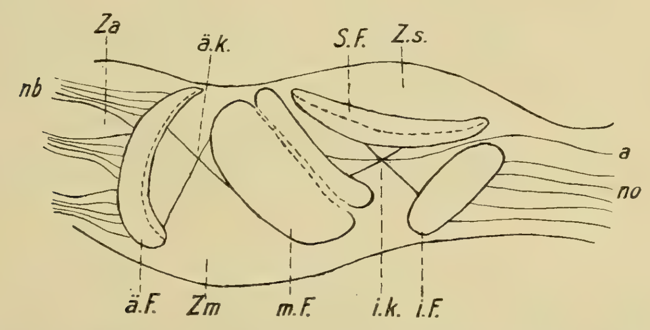
sich hier um den Durchtritt einzelner Fasern, nicht ganzer Bündel. Die Axone dieser Zellen treten durch die Fibrillärmasse durch, wo sie wohl Dendriten abgeben. Sie entsprechen dem Neuron 4 der Textfig. 8; bei der großen Zellenzahl dürften auch Lokalzellen wie Neuron 7 darunter sein. Die Zellen selbst sind vom Typus der Becherzellen (Textfig. 3), aber noch kleiner und sehr eng gedrängt. Was ZAWARZIN (S. 201) von Aeschna sagt, daß die Zellen in ein alveoläres Stützgewebe eingelagert sind, gilt auch für Deilephila. Bei stärkerer Formolbehandlung schrumpfen die Zellen und die Hüllsubstanz erscheint als Netz. Die dorsalproximal in der Verlängerung der dorsalen Becherwand der mittleren Fibrillärmasse gelegene Zellgruppe besteht aus größeren Zellen vom Typus der Textfig. 1, deren Fortsätze in distaler Richtung in die Fibrillärmasse einströmen, besonders reichlich in die mittlere dünnere Lage (Textfig. 6). Sie entsprechen wohl Neuronen, wie sie ähnlich auch von ZAWARZIN bei Aeschna gefunden wurden (Textfig. 8). Von der großen frontal gelegenen Zellgruppe gehen Fasern auch in distaler Richtung in die erste Fibrillärmasse zurück, wie ich mehrfach deutlich erkennen konnte. RADL (1902) und JONESCU (1909) beschrieben an der Stelle Zellen mit T-förmigen Fortsätzen, wobei der eine Ast in die erste, der andere in die zweite Fibrillärmasse verläuft. Diesen letzteren Ast leugnet ZAWARZIN bei Aeschna und spricht von Zellen mit rückläufigem Fortsatz, der im Bogen vor der zweiten Markschicht umkehrend sich nur in der ersten verzweige. Diese würden dann nur den Charakter von Lokalzellen tragen, die sich an der Weiterleitung der Reize nicht beteiligen können. Die Bedeutung der Tatsachen, daß die Zelle weit von der ersten Fibrillärmasse entfernt ist, daß die Fasern einen Umweg an der zweiten Markschicht vorbei machen und sich an der Kreuzung beteiligen, ist dann nicht einzusehen. Ohne eine entscheidende Beobachtung beitragen zu können, scheint mir die Auffassung JONESCUS doch die wahrscheinlichere zu sein.

Die Seitenfibrillärmasse wölbt sich von der ventralen Seite aus in den Hohlraum der 2. Fibrillärmasse vor, wobei sie deren becherartige Wölbung bis zu einem gewissen Grade in verkleinertem Maßstabe wiederholt (Textfig. 6 *S.F.*). Ihre Wandung ist frontal, dorsal und medial vollkommen geschlossen. Der laterale Abschluß hört nach rückwärts allmählich auf, schließlich auch der dorsale. Ventral und aboral ist die Becherhöhlung offen. Ventral lagert die größte Zellmasse des ganzen Lobus

opticus, die nicht nur die Höhlung ausfüllt, sondern auch, wenn nach rückwärts die ventrale Seite der 2. Fibrillärmasse allmählich verschwindet (der in Textfig. 6 punktierte Teil), den ganzen Raum derselben einnimmt. Die Zellen sind vom Becherzellentypus wie die der 2. Fibrillärmasse. Sie sind reihenweise angeordnet und sammeln ihre Fortsätze in dorsaler Richtung zur Einströmung in die Seitenfibrillärmasse. Ventral-lateral nahe der Hirnhaut findet man zwischen diese Zellen eingestreut eine ziemlich reichliche Anzahl von Pigmentzellen, die infolge starker Pigmentanhäufung fast schwarz erscheinen. Sie gehen bis an die äußere Fibrillärmasse und schieben sich noch zwischen die äußere und mittlere Fibrillärmasse ein. Ihre Bedeutung ist ohne Betrachtung der Entwicklungsgeschichte nicht einzusehen. Da ich die Entwicklung bei Deilephila nicht beobachten konnte, darf ich vorerst den Analogieschluß aus meinen Befunden an Tenebrio ziehen (1914 b, S. 334), daß sie wie dort Überreste der verschwundenen und von Phagozyten abgebauten Larvenozellen darstellen. Die Pigmentanhäufung ist aber bei Deilephila viel größer als bei Tenebrio, sie erstreckt sich über 20 Frontalschnitte. Der Bau der Seitenfibrillärmasse läßt zwei Schichten unterscheiden, aber nicht scharf trennen. Auch ist er nicht so deutlich siebartig wie ich es bei Cetonia sah, sondern ähnelt den Bechern der Pilze. Die innere, mediale Wand der Seitenfibrillärmasse liegt der 3., inneren Fibrillärmasse fast parallel, ist durch starke Faserbündel mit ihr verbunden, hängt aber nirgends unmittelbar mit ihr zusammen (Textfig. 6). Wenn bei den weiter rückwärts gelegenen Frontalschnitten der frontale, laterale und dorsale Teil der Seitenfibrillärmasse verschwindet und nur noch der mediale mit spitzem Winkel an die 3. Fibrillärmasse anstößt und gleichzeitig von der 2. Fibrillärmasse nur noch der dorsale Teil, der senkrecht auf der Längsachse der 3. Fibrillärmasse steht, sichtbar ist, erinnert das Bild in der gegenseitigen Lage dieser drei Fibrillärmassen und dem Verlauf der dazwischenliegenden Faserkreuzung täuschend an die Verhältnisse bei Cetonia aurata, wo ich mich 1914a zur besonderen Benennung der Seitenfibrillärmasse veranlaßt sah (vgl. Textfig. 6 mit Textfig. 9). Daß bei Cetonia die Seitenfibrillärmasse dorsal gelegen ist, braucht bei der verschiedenen Lagerung des Gehirns im Kopfe und der Augen uns nicht von der Homologisierung abzuhalten.

Es fragt sich nun, worin bei anderen Insekten das Homologon der nicht unbedeutenden Seitenfibrillärmasse und ihrer

großen Zellgruppe zu suchen ist? Ich habe 1914 b bei Tenebrio molitor einen kleinen proximalen Anhang der 2. Fibrillärmasse beschrieben, der kontinuierlich in die 3. Fibrillärmasse übergeht und habe denselben schon 1914 a mit der Seitenfibrillärmasse von Cetonia homologisiert. Diese Annahme läßt sich wohl mit den Befunden von Johnas an den optischen Ganglien der Lepidopteren vereinigen, soweit seine ungenauen und falsch benannten Zeichnungen zum Vergleich tauglich sind. Er findet die 3. Fibrillärmasse (nach seiner Benennung das 3. Opticusganglion) „an der distalen Basis in eine größere Ventral- und eine kleinere Dorsalhälfte gespalten“. Seine Fig. 28, die Coenonympha pamphilus betrifft, läßt den Schluß zu, daß wir es in der kleineren Dorsalhälfte wahrscheinlich mit der Seitenfibrillärmasse zu tun haben.



Textfig. 9. Schema des Sehlappens von Cetonia aurata (Goldkäfer). *nb.* Nervenbündelschicht, *Za.* Zellen der äußeren, *Zm* der mittleren, *Z.s.* der Seitenfibrillärmasse, *ä.F.* äußere, *m.F.* mittlere, *S.F.* Seiten-, *i.F.* innere Fibrillärmasse, *ä.k.* äußere, *i.k.* innere Kreuzung, *no.* Nervus opticus.

Hiernach wäre letztere als ein abgespaltener Teil der 3. Fibrillärmasse aufzufassen. Diese Annahme wird unterstützt durch die Tatsache, daß die 3. Fibrillärmasse trotz ihrer Größe bei Cetonia und ähnlich auch bei Deilephila fast keine eigenen Zellen besitzt, sondern von der großen Zellgruppe der Seitenfibrillärmasse mitversorgt wird. Der Übertritt der Fasern von der Seitenfibrillärmasse in die 3. Fibrillärmasse erfolgt nicht einzeln, sondern in Bündeln, zwischen denen reichlich Stützgewebe eingelagert ist. Glomerulensubstanz fehlt in dieser Faserbündelschicht gänzlich, so daß eine Trennung der beiden Fibrillärmassen gerechtfertigt erscheint. Die Abbildungen, die Zawarzin von Aeschna gibt, lassen es nicht zu, eine Entscheidung zu treffen, welcher Teil seiner mehrteiligen 3. Fibrillärmasse mit der Seitenfibrillärmasse zu homologisieren wäre (vgl. Textfig. 8).

Zawarzin übernimmt (S. 215) anscheinend von Cajal die Angabe, daß bei den Lepidopteren und Dipteren eine innere Kreuzung (Chiasma) fehle und das 3. optische Ganglion abweichend von den anderen Gruppen gebaut sei. Diese Angabe kann ich für Lepidopteren berichtigen: Deilephila hat eine sehr deutliche innere Kreuzung (Textfig. 6 *i.K.*) und der Bau des 3. optischen Ganglions mit der eigentümlichen Seitenfibrillärmasse steht auch nicht vereinzelt, da ich ihn ähnlich auch bei Cetonia feststellen konnte und die Befunde an anderen Käfern (Tenebrio) einen kontinuierlichen Übergang zu dem gewöhnlichen Bild wahrscheinlich erscheinen lassen. Auch in der inneren Kreuzung von Deilephila sind es nicht einzelne Fasern, sondern ganze Faserbündel, die, mit Stützzellen umgeben, sich kreuzen. Die Kreuzung wird dadurch kompliziert, daß der Faserverlauf ein dreifacher ist: 1. von der konkaven Innenseite der mittleren Fibrillärmasse zur 3. Fibrillärmasse, 2. von derselben Innenseite zur Seitenfibrillärmasse, 3. von der Seitenfibrillärmasse zur 3. Fibrillärmasse. Fasern, die wie bei Cetonia (Textfig. 9, Faser a) von der 2. Fibrillärmasse unter Umgehung der 3. unmittelbar ins Oberschlundganglion eintreten, konnte ich bei Deilephila nicht finden (Textfig. 6).

Die 3. (innere) Fibrillärmasse hat die Gestalt einer bikonvexen Linse (wie bei Cetonia), die unter etwa 30° gegen die Vertikalebene geneigt ist. Das dorsal-laterale Ende nähert sich stark dem dorsal-medialen Ende der 2. Fibrillärmasse und steht nahezu senkrecht auf ihr, während das ventral-mediale Ende sich unter spitzem Winkel an die Seitenfibrillärmasse anlehnt (Textfig. 6 *i.F.*). Etwa in der Mitte der 3. Fibrillärmasse ruft auf der lateralen Seite ein starkes oral-aboral ziehendes Faserbündel eine auffallende Einbuchtung hervor. Auch die mediale Seite geht an ihrem aboralen Ende in konkave Form über. Die 3. Fibrillärmasse läßt sich leicht in vier fast gleich starke Schichten einteilen, die in lateral-medialer Richtung sich folgendermaßen hintereinander gliedern: 1. Palisadenschicht mit starken Markpfeilern, welche die Fasern der inneren Kreuzung aufnehmen, 2. dünnere Faserschicht mit längs- und quergeschnittenen Fasern und wenigen Glomerulen, 3. dichte Glomerulenschicht, 4. dünnere Schicht mit verschieden verlaufenden Fasern; aus ihr treten die optischen Faserbündel ins Protocerebrum ein (Textfig. 6 *o.N.*). Die Zellen der 3. Fibrillärmasse (*Z.i.*) sind wenig zahlreich. Eine Gruppe liegt ventral in unmittelbarer Fortsetzung der viel zahl-

reicheren Zellen der Seitenfibrillärmasse, von denen sie sich durch ihre erheblichere Größe unterscheiden lassen. Sie bilden eine deutliche, teilweise das Bild einer Faserkreuzung zeigende Einströmung in die zweite, dünnere Schicht der 3. Fibrillärmasse. Eine weitere Gruppe noch etwas größerer Zellen liegt auf der dorsal-medialen Seite und schickt ihre Fasern in Bündeln in ventral-lateraler Richtung in das Marklager. Einige dieser Bündel lassen sich durch alle vier Schichten hindurch verfolgen. An der frontalen Seite werden ventrale und dorsale Zellagen durch eine bogenförmige dünne Zellschicht verbunden. Der Faserverlauf ist hier wesentlich komplizierter, vermutlich verlaufen viele Fasern ähnlich, wie es ZAWARZIN bei Aeschna feststellen konnte (vgl. Textfig. 8).

Die vom 3. Ganglion opticum ins Gehirn abgehenden Nervenbündel können im wesentlichen in fünf Teile geteilt werden: Zwei Teile sammeln sich aus der 3. Fibrillärmasse zu einem starken Faserstrang, der im Bogen aufwärts geht, wo er von der Oberfläche des Gehirns nur durch eine dünne Zellage getrennt ist. Der obere Teil splittert sich in einer eigentümlichen, ziemlich scharf abgegrenzten Glomerulenmasse des Protocerebrums auf, welche die Nebenlappen der Protocerebralloben darstellt (Textfig. 6 *N.l.*). Der zweite kleinere Teil (*o.N.*) geht im Bogen ventral an dieser Masse vorbei gegen die Mitte des Protocerebrums, wo er sich hinter dem Balken in verschiedene Stränge spaltet und die Verbindung mit dem Zentralkörper und der Brücke herstellt. Zwei weitere Bündel gehen mehr ventral und aboral gemeinsam ins Protocerebrum (*o.N.*), worauf sich das eine mehr dorsal und aboral wendet und eine Verbindung mit der Brücke und wahrscheinlich den Pilzen herstellt. Das andere (4.) Bündel verläuft horizontal unter dem Zentralkörper vorbei als Kommissur auf die Gegenseite und läßt zugleich deutlich wahrnehmbare Dendriten in den Zentralkörper eintreten. Ein 5. ziemlich starkes Bündel tritt aus der 3. Fibrillärmasse an der ventralen Gehirnseite in kräftigem Bogen unmittelbar ins Unterschlundganglion über. Außer diesen stärkeren 5 Bündeln treten noch nicht näher zu verfolgende Einzelfasern vom Lobus opticus ins Protocerebrum über.

Die Protocerebralloben.

Als Protocerebralloben bezeichnet man die paarigen Teile des Protocerebrums, die nach Abzug der besprochenen Teile (Pilze, Zentralkörper, Brücke, Pars intercerebralis, Sehlappen) noch

übrig bleiben. Sie liegen wesentlich zwischen den Pilzen, den Sehlappen und dem Deuterocerebrum. Viallanes hat bei seinen Untersuchungen an Orthopteren die Protocerebralloben in größere Hauptlappen und kleinere, dem Deuterocerebrum näher gelegene Nebenlappen geteilt. Bei Periplaneta ließ sich diese Teilung kaum durchführen. Dagegen hat Kühnle die Nebenlappen bei Forficula und auch bei Tomocerus gefunden; Holmgren gebraucht den Ausdruck Nebenlappen bei Apterygoten und bei Nicht-Insekten. Bei Lepidopteren sind nun diese Nebenlappen ganz besonders schön ausgebildet. Sie sind bei Deilephila recht scharf abgegrenzt, großenteils mit Neurilemm umkleidet, haben eine auffallende Glomerulenstruktur, eine besondere Zellgruppe mit becherähnlicher Einströmung und Verbindung mit den wichtigsten Teilen des Protocerebrums.

Die Hauptlappen des Protocerebrums sind bei Deilephila relativ groß und von nicht zu unterschätzender Bedeutung. Sie enthalten viel mehr Glomerulenmasse, d. h. feinste Faserverbindungen, als das bei Periplaneta oder den Hymenopteren der Fall ist, wo die Pilze derart in den Vordergrund treten, daß die Loben wesentlich nur noch aus den sich kreuzenden und verteilenden Faserverbindungen bestehen und ihre Glomerulensubstanz kaum noch eine Rolle spielt. Deilephila stellt auch in dieser Hinsicht einen primitiven Typus dar, indem die Loben im Verhältnis zu den geformten Gebilden (Pilze, Zentralkörper, Brücke) groß entwickelt sind und zahlreiche Fibrillen enthalten, so daß sie als ein ursprüngliches Reflexzentrum aufgefaßt werden müssen. Hierfür spricht auch die auffallend geringe Zellenzahl der Hauptlappen. Denn, darin stimme ich Holmgren durchaus bei, erst die Einschaltung einer Zelle macht eine Verarbeitung des Sinneseindrucks (Verstand) oder sogar eine Aufspeicherung (Gedächtnis) denkbar, während Glomerulengebilde ohne Zellen wie der Zentralkörper und großenteils die Hauptlappen des Protocerebrums nur eine direkte Überführung des Eindrucks auf andere, meist motorische Zentren ermöglichen wird (Reflexe). „In einer solchen Assoziationsbahn ist die Schaltzelle als das besonders »psychische« Organ aufzufassen" (Holmgren 1916, S. 289). Die größte Zellanhäufung im Protocerebrum befindet sich aboral in der Nähe der pilzförmigen Körper. Dorsal, lateral und aboral der Becher sind es die Becherzellen selbst, medial die Zellen der Pars intercerebralis, ventral bleibt noch eine ziemlich große Gruppe, die den Hauptlappen angehört. Kurz nach Beginn der Stiele hören

diese Zellen auf und der Rest der Hauptlappen wird nur noch dorsal von wenigen Deckzellen bekleidet. Eine größere Zellgruppe schiebt sich von der Dorsalseite keilförmig zwischen Proto- und Deuterocerebrum ein. Ihre Axone gehören größtenteils dem Deuterocerebrum an.

Die Nebenlappen. Kommt man in einer Frontalschnittserie von vorne her, so trifft man unmittelbar hinter den Antennalglomerulen und dem Abgang des Antennalnerven, sobald die beiden Hälften des Oberschlundganglions zusammenhängend werden, die Balken und die beiden anderen Stielenden (Taf. 20, Fig. 3). Lateral von dem äußeren Stielende (*St. 4*) erscheint dann eine eiförmige, deutlich durch Neurilemm abgegrenzte Glomerulenmasse, die unmittelbar an die Oberfläche des Gehirns anstößt. Sie hängt, wie erwähnt, durch ein stielartig starkes Faserbündel mit der 3. Fibrillärmasse des Lobus opticus zusammen (Taf. 20, Fig. 3 *o. N.* und Textfig. 6 *Nl.*). Sie besteht aus kleinen Glomerulen, die etwas größer als Becherglomerulen sind und sich zu größeren Ballen von Deuterocerebralglomerulengröße zusammenlagern (4—7 auf einem Schnitt). Bei stärkerer Formolbehandlung lösen sich die Glomerulen in ein feines Fibrillennetzwerk auf, während bei gleicher Behandlung die Balken noch kompakt erscheinen. Auf den folgenden Schnitten läßt sich ein kleinerer, dorsaler Teil durch ein Faserbündel von einem gewissen ventralen unterscheiden. In die angrenzenden äußeren Wurzeln der Stiele (*St. 4*) treten deutlich eine Anzahl Fasern über (Taf. 20, Fig. 3 *Nl.*, *St. 4*). Viel kräftiger und auffallender ist aber die Verbindung, welche die Nebenlappen auf den folgenden Schnitten mit dem Zentralkörper eingehen, den sie ventral und dorsal mit Fasern umspinnen. Dann kommt noch eine stielartig starke, vollkommen horizontal verlaufende Kommissur der beiden Nebenlappen. Sie liegt hoch über dem Zentralkörper und ist von der Oberfläche des Gehirns nur durch eine dünne Schicht Belagzellen getrennt. Dorsal der Nebenlappen kommt dann noch eine nicht besonders große, aber deutlich abgegrenzte Zellanhäufung, deren Fasern mit schöner Einströmung in die Nebenlappen treten. Das Bild erinnert stark an den oben beschriebenen 3. Becher. Der Faserverlauf dürfte wohl auch ein ähnlicher sein wie bei den pilzförmigen Körpern. Doch dürfen wir deshalb nicht diese Gebilde als Pilze bezeichnen, da ihre Lagebegrenzung sie unzweideutig von jenen trennt. Die Nebenlappen gehen, wenn man sie weiter rückwärts verfolgt, mit einem etwas verdünnten „Stiel“, aber kontinuierlich in die Haupt-

lappen über, wobei ihre gröbere Glomerulenstruktur allmählich in die feinfibrilläre Struktur der letzteren übergeht.

Wie die Ausbildungsweise der Pilze, so darf auch das Vorhandensein und die große Bedeutung der Nebenlappen bei Lepidopteren als primitives Merkmal angesprochen werden. In beiden Merkmalen zeigen sich größere Ähnlichkeiten zwischen Deilephila und Forficula und wir dürfen den Satz KÜHNLES auch auf Deilephila übertragen, daß die Nebenlappen als einer der bestverbundenen Hirnteile wohl von besonderer Wichtigkeit sind. Sie mögen ähnlich dem Zentralkörper, vor dem sie sich aber durch den Besitz einer eigenen Zellgruppe auszeichnen, ein Reflex- und Assoziationszentrum 1. Stufe darstellen. Ihre Ausbildung und Bedeutung scheint ähnlich wie die des Zentralkörpers, mit dem sie ja stets eng verbunden sind, allmählich zurückzutreten, je mehr bei höheren Formen die pilzförmigen Körper sich als Assoziationsorgan entwickeln. Innerhalb der Ordnung der Orthopteren zeigt ja Periplaneta diese Entwicklungsrichtung in glänzender Weise.

Vergleichend-anatomische Betrachtung der Nebenlappen.

Zuerst war ich im Zweifel, ob ich die eben beschriebenen Nebenlappen von Deilephila wirklich mit den Nebenlappen VIALLANES und KÜHNLES homolog setzen dürfe oder ob ich ein in dieser Art noch nicht beschriebenes Gebilde vor mir habe. Da ein so großer Gehirnteil aber unmöglich neu auftreten kann, ohne ein Homologon bei anderen Insekten zu finden, habe ich mich überzeugt, daß wir hier die Nebenlappen in einer besonders ausgeprägten Form vor uns haben. Ein Vergleich mit den Befunden KÜHNLES bei Forficula zeigt uns als Ähnlichkeiten der dortigen Nebenlappen: Sie grenzen hinten an die Hauptlappen, vorn ans Deuterocerebrum, sie besitzen Faserverbindung nach dem Zentralkörper, den Stielen, den Hauptlappen und unter sich (KÜHNLES Fig. 33 u. 34 geben recht ähnliche Bilder); zu den Nebenlappen gehört auch bei Forficula ein Teil Ganglienzellen, die eine Einströmung mit zahlreichen Fasern bilden (die Lage dieser Einströmung scheint allerdings bei Forficula auf der deuterozerebralen Seite zu sein); das Mittelstück der Protocerebralloben kann als bloße quere Verschmelzung der paarigen Nebenlappen angesehen werden. Unterschiede gegenüber Forficula wären: ein Unterschied in der Struktur der Haupt- und Nebenlappen wurde bei Forficula nicht beobachet;

während Kühnle eine von mir nicht beobachtete Verbindung der Nebenlappen mit dem Deuterocerebrum beschreibt, ist bei Deilephila die weitaus auffälligste Faserverbindung der Nebenlappen diejenige mit den optischen Ganglien.

Da die Nebenlappen offenbar ursprüngliche Gebilde sind, ist es von besonderem Interesse, sie bei tieferstehenden Formen weiter zu verfolgen. Nun hat ja Böttger 1910 bei dem Silberfischchen (Lepisma saccharina) die Pilze in besonders primitiver Ausbildung vorgefunden. Er erwähnt aber in seiner Arbeit nichts von Nebenlappen. Ich bin zu der Überzeugung gekommen, daß dieses scheinbare Fehlen der Nebenlappen bei Lepisma nur darauf zurückzuführen ist, daß Böttger den entsprechenden Gehirnteil wohl gesehen und beschrieben, aber nicht als Nebenlappen erkannt hat, denn ich glaube letztere mit Sicherheit in der „dorsalen Fasermasse“ wiederzufinden, die Böttger vorn dorsal über den Protocerebralloben beschreibt (Neuropilum dorsale). Böttgers Fig. 3—5 lassen den Vergleich mit Deilephila sehr gut zu. Von dieser Masse aus gehen auch Fasern in die Stiele und Trauben der pilzförmigen Körper (S. 818), also ganz ähnlich wie bei Deilephila. „Nur die obersten Beeren hängen mit der Fasermasse der Protocerebralloben zusammen, speziell mit demjenigen Teile, den ich ‚dorsale Fasermasse‘ genannt habe“ (S. 827). Böttger hat also diese Masse nicht etwa als Teil der pilzförmigen Körper aufgefaßt, wozu bei der engen Verbindung immerhin die Möglichkeit bestände. 1916 hat nun Holmgren ebenfalls Lepisma untersucht und weicht teilweise von Böttger ab. Die übrigens von Böttger selbst nicht als ausnahmslos betrachtete Angabe, daß die Beeren seiner Trauben, d. h. die Endverzweigungen der Stiele, keine Fasern nach außen abgeben oder von außen empfangen, bezeichnet er als „unrichtig, denn sämtliche Beeren stehen durch Fasern miteinander und mit den Protocerebralloben in der engsten Verbindung. Besonders von einem Faserball (Lateralkörper), welcher lateral vor der vorderen Traube gelegen ist, strömen ansehnliche Mengen von Fasern zwischen den Beeren und in dieselben hinein, so daß die Beeren von einem Faserwerk von Protocerebralfasern allseitig umgeben sind, wenigstens wenn sie nicht oberflächlich an der Neuropilemmasse liegen“ (S. 236). Ich glaube aus den Angaben und dem Bild Holmgrens entnehmen zu können, daß er in diesem Lateralkörper dasselbe Gebilde vor sich hatte wie Böttger in seiner dorsalen Fasermasse, die ja, wie erwähnt, auch Böttger in engem Zusammenhang mit den Beeren fand.

Holmgren schreibt weiter (S. 237): „Der Lateralkörper von Lepisma ist größer als bei übrigen Apterygoten und besitzt eine eigene Kommissur hinter dem Zentralkörper und unter den hinteren Beeren. Hierdurch bekommt der Lateralkörper das Aussehen eines Nebenlappens. Die Bilder, welche man von diesem »Nebenlappen« bekommt, erinnern so stark an die Nebenlappenbilder bei Pterygoten, daß die Meinung ohne Zweifel berechtigt ist, daß der Lateralkörper die Anfänge der Nebenlappenbildung wenigstens zum Teil einschließt“. S. 239 erwähnt Holmgren noch eine Kommissur der Lateralkörper als sogenannte Faserballkommissur. Ich teile die Ansicht Holmgrens, daß wir hier ein Homologon der Nebenlappen vor uns haben, charakterisiert hauptsächlich durch Lage, Struktur und Verbindung mit Zentralkörper und Pilzen, sowie eine starke Kommissur.

Nun hat bereits Kühnle 1913 bei dem Springschwanz Tomocerus flavescens Tullberg ein noch primitiveres Insektengehirn vorgefunden. Die Protocerebralloben lassen sich auch hier in Haupt- und Nebenlappen gliedern. „Der große Zentralkörper steht in inniger Beziehung zu dem medianen Verbindungsstück der beiden Nebenlappen.“ Kühnles Fig. 30 spricht sehr dafür, daß diese Nebenlappen ohne weiteres mit den oben beschriebenen homolog zu setzen sind. Holmgren (1916) sucht in ihnen aber außerdem noch das Homologon der pilzförmigen Körper, wie ich bereits erwähnte (S. 433). Er heißt sie daher auch „Stielapparat“, an anderer Stelle auch „Globularapparat“. Er beschreibt sie bei Tomocerus plumbeus (S. 254): „Dorsolateral im Gehirn in der Höhe des vorderen Randes des Zentralkörpers und in den nächsten Querschnitten vor demselben findet man ziemlich bedeutende Glomerulimassen, welche medial eine Stielkommissur oberhalb und hinter dem Zentralkörper bilden.“ „Der Stielapparat (Nebenlappen, Textfig. 4 *Nc*) liegt mit seinem Distalteil auf der Dorsalfläche des Gehirns. Er bildet zwei Kommissuren hinter dem Zentralkörper (Textfig. 4 *Nlk*).“ Auf der vergleichenden Tafel (S. 262) sagt Holmgren über Tomocerus: „Mit nebenlappenähnlichem Globularapparat mit zwei Kommissuren. Ohne Lateralkörper.“ Damit rückt Holmgren den „nebenlappenähnlichen Globularapparat“ von Tomocerus und die „Lateralkörper“ von Lepisma, die meiner Ansicht nach homologe Gebilde sind, voneinander ab. Das hängt damit zusammen, daß er das Homologon des Globularapparates von Tomocerus bei Lepisma in den „zwei Lateralglobuli“, d. h. unseren pilzförmigen Körpern, sucht. Darum war ihm auch so

viel daran gelegen, die Pilze von der Mitte abzurücken, wie wir oben gehört haben (S. 431). Ich habe bereits bei Besprechung der Pilze auseinandergesetzt, daß ich mich nicht von der Notwendigkeit überzeugen konnte, gerade bei Tomocerus das Homologon der Pilze an einer ganz anderen als der bei Insekten üblichen Stelle zu suchen.

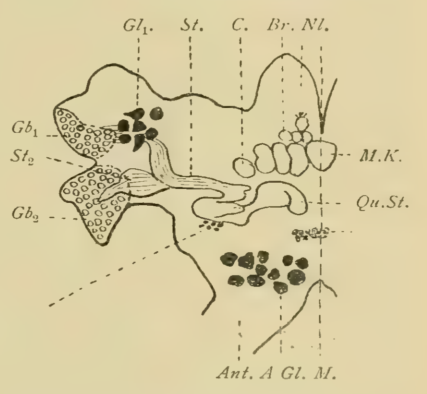
Holmgren nimmt also einen tiefgreifenden Unterschied zwischen Lepisma und Tomocerus an, findet aber eine weitgehende Übereinstimmung zwischen Tomocerus und Machilis. Von Machilis schreibt er ebenfalls (S. 262): „Mit nebenlappenähnlichem Globulusapparat mit zwei Kommissuren. Ohne Lateralkörper." Die nähere Beschreibung lautet (S. 248): „In einer Querschnittserie bemerken wir in der Höhe des Zentralkörpers jederseits eine dicke Masse von Neuropilem, in welcher deutliche Glomeruliballen vorhanden sind." „Die Masse, welche mit ihrer Hauptmasse dorsolateral liegt, spitzt sich medialwärts kegelförmig zu und bildet hier teils eine vordere schmälere, teils eine hintere breitere Kommissur, welche hinten dorsal von dem Zentralkörper und vorne vor demselben liegt. Diese Kommissuren bilden einen oberen und vorderen Mantel um den Zentralkörper. Diese in Frage stehende Masse nebst den Kommissuren vertreten den Stielapparat." Uns fällt sofort die große Ähnlichkeit mit den uns bekannten Nebenlappen gerade von Deilephila auf, zumal da Holmgren außer den Verbindungen mit dem Zentralkörper auch eine solche mit den Augenganglien erwähnt. Beim Vergleich der Bilder Holmgrens mit den meinen nehme ich keinen Anstand, die fraglichen Teile zu homologisieren. Holmgren hat dies auch gefühlt, konnte sich aber nur zu teilweiser Homologisierung entschließen. Er schreibt (S. 248): „Daß der Stielapparat von Machilis den Nebenlappen der höheren Insekten nicht vollständig entspricht, geht aus dem reichlichen Vorhandensein der Glomeruli desselben hervor. Er entspricht (Stiel)Glomeruli + Nebenlappen." Nun habe ich aber gerade in den Nebenlappen der Lepidopteren Glomeruli in reichlicher Zahl vorgefunden. Und hier ist ein Zusammennehmen mit „Stielglomeruli" ausgeschlossen, denn die Schmetterlinge haben doch Stielglomeruli in normaler typischer Ausbildungsweise als Becherglomerulen der pilzförmigen Körper. Da wir bei Lepidopteren am Nebenlappen auch eine besondere Zellgruppe mit schöner Einströmung fanden, wird die Homologisierung mit Machilis noch sicherer, denn Holmgren schreibt über entsprechende Zellen (S. 245): „Weniger deutlich ist eine dorsolateral in der

Höhe des Zentralkörpers gelegene Gruppe von ähnlichen Zellen. In dieser Zellgruppe sind aber zahlreiche gewöhnliche Ganglienzellen eingemischt, so daß sie keinen wohldifferenzierten Globulus bildet. Da aber mit derselben ein Glomeruliapparat (»Nebenlappen«) verbunden ist, repräsentiert sie doch ohne Zweifel einen Globulus.“ Ich will den Namen Globulus und Globularapparat (schließlich auch Stielapparat) für diese Gebilde nicht entgegentreten und habe nichts dagegen, wenn man sie auch für Lepidopteren anwenden will. Aber der Homologisierung dieser Gebilde mit den Pilzen, wozu Holmgren durch Weiterverfolgung bei anderen Formen gelangt, muß ich entschieden entgegentreten.

Holmgren vergleicht nämlich Machilis insbesondere mit Japyx, indem er schreibt (S. 248): „Daß die fraglichen Faserbildungen wirklich dem Stielapparat entsprechen, geht aus einem Vergleich mit Japyx sofort hervor. Hierbei ist das ähnliche Verhalten der Stielkommissuren von entscheidender Bedeutung.“ Bei Japyx besteht nämlich der laterale Teil der Protocerebralloben „aus den so überaus charakteristischen, sehr kleinen, stark chromatischen Globulizellen“. Diese „lateralen Globuli sind deutlich, wenn auch nicht vollständig zweiteilig“. Die Globulifasern sammeln sich zu dem sehr komplizierten System der Stiele, worauf wir hier nicht näher eingehen. Die Stiele ziehen im allgemeinen von der Seite gegen den Zentralkörper. Wichtig ist dabei, daß „der Proximalteil des Stielapparates und das Gebiet in der nächsten Umgebung der Verbindungsstelle des Hauptstieles mit dem rücklaufenden Stiel sich mit dem entsprechenden Gebiet der anderen Gehirnseite durch eine breite Kommissur verbindet, welche oberhalb und zum größten Teil hinter dem Zentralkörper verläuft“. „An der Umbiegungsstelle des rückläufigen Stieles liegt ein nicht unbedeutender Faserball, der mit der Ventralseite des zurückkehrenden Teiles des Stieles verbunden ist“ (S. 224). „Die erwähnte mediale Fasermasse entspricht dem »Nebenlappen« der Protocerebralloben. Dies geht durch ihre Verbindungen deutlich hervor. Verbunden ist sie nämlich mit dem Zentralkörper, mit den Stielen, mit dem Hauptlappen der Protocerebrallobe und mit dem Deuterocerebrum.“ „Außerdem sind die beiden symmetrischen Hälften miteinander durch die breite Stielkommissur verbunden.“ Holmgrens Ansicht über diese Verhältnisse drückt der Satz aus: „Ich halte es für sehr plausibel, daß die Einheit Stiele und Nebenlappen, welche ich den Stielapparat nenne, ein ursprüngliches Verhältnis ist, welches nur bei den niedersten Insektengruppen be-

wahrt ist. In dieser Einheit, Stielapparat, dürften außerdem auch die Stielglomeruli mit einbezogen sein, wie es die Verhältnisse bei Machilis und Tomocerus uns lehren."

Sehr ähnlich wie Japyx verhält sich Campodea, nur daß seine beiden Globuli fast noch mehr lateral liegen, die Stiele aber weniger kompliziert sind (Textfig. 10). Auch hier steht der „Stiel durch eine Faserkommissur vor dem Zentralkörper mit dem entsprechenden Stiel der anderen Seite in Zusammenhang". Es ist kein Zweifel, daß die von HOLMGREN bei Japyx und Campodea beschriebenen Gebilde ihrer Struktur nach den pilzförmigen Körpern der höheren Insekten gleichen. Auch könnte man die starke Komplikation der Stiele, wenn sie auch bei Japyx auffallend weitgehend ist, als primitives Merkmal auffassen, da ja auch Forficula und Lepisma kompliziertere Stiele haben wie die höheren Insekten. Auch die mit dem Zentralkörper in Verbindung tretende starke Stielkommissur, die den pilzförmigen Körpern höherer Insekten ganz fehlt, aber den Nebenlappen zukommt, kann nicht gegen HOLMGREN angeführt werden, da er ja in dem Globularapparat von Japyx und Campodea das vereinigte Homologon der Pilze und Nebenlappen erblickt. Dagegen liegt in der Zusammenlagerung und engen Verkettung der Nebenlappen mit den Pilzen zweifellos etwas Überraschendes, wenn man von den höheren Insekten gewohnt ist, die ganzen Hauptlappen des Protocerebrums und die Lobi optici dazwischen zu finden. Stets liegen die Pilzzellen dort an der dem Deuterocerebrum abgewandten Seite und sind von der Mediallinie höchstens durch Zellgruppen der Pars intercerebralis getrennt. Ich habe aus diesem Grunde (neben anderen) schon 1918 Zweifel daran ausgesprochen, daß wir in diesem Globularapparat auch wirklich die Homologa der Pilze vor uns haben; hierin wurde ich vor allem auch dadurch bestärkt, daß HOLMGREN sowohl bei Japyx wie bei Campodea vollkommen



Textfig. 10. Schema des Gehirns von Campodea von oben, linke Hälfte (nach HOLMGREN). $Gb_{1,2}$ Globulus 1 u. 2, Gl_1 Glomerulen des Globulus 1, *St.* Hauptstiel entsteht durch Vereinigung der Stiele der beiden Globuli, *C.* Zentralkörper, *Br.* Brücke, *Nl.* Nackenlobus, *M.* Medianlinie, *M.K.* Medialkörper, *Qu.St.* Querstück des Stielapparates, *A.Gl.* Antennalglomerulen, *Ant.* Antennennerv.

isoliert von den beiden seitlichen Globuli (Lateralglobuli, Textfig. 10 *Gb.*$_1$ u. $_2$) noch einen Medialglobulus (bei *Nl.*) hinter dem Zentralkörper fand, gerade in der Lage, wo man die Vorläufer oder Homologa der Pilze von vornherein erwarten sollte. Er schreibt über Campodea (S. 214): „Unter den Zellen der Nackenlobe (Textfig. 10 *Nl.*) gibt es, besonders am Medialrand derselben, eine bedeutende Anzahl von kleinen, stark chromatischen Globulizellen, und können somit die Glomeruli der Nackenlobe, welche die Protocerebralbrücke bilden, schon aus diesem Grunde als einem dritten Globulus angehörend aufgefaßt werden. Aus vergleichend-anatomischen Gründen müssen sie so aufgefaßt werden.“ Über Japyx Saussurei schreibt er (S. 221): „Die medialen Globuli sind kleiner und bestehen aus zwei Gruppen von Globulizellen. Sie stehen in nächster Beziehung zu der Protocerebralbrücke, welche als die medial vereinten Stiele derselben angesehen werden muß.“ Ich sprach deshalb meine Ansicht dahin aus, daß ich diese kleinen Medialglobuli für die Vorläufer und Homologa der Pilze ansehe und nicht den gänzlich von ihnen getrennten, lateral gelegenen Globularapparat. Daß letzterer das Homologon der Nebenlappen ist oder mindestens enthält, scheint mir dagegen ziemlich sicher zu sein. Holmgren macht mich nun darauf aufmerksam, daß die eigentümliche seitliche Lagerung der Globuli, die er als Homologon der Pilze auffaßt, bei Campodea und Japyx durch das Fehlen der Augen und optischen Ganglien sich erklären lasse. Dies scheint mir nicht unmöglich zu sein und ich möchte daher für diese beiden Formen dieser Annahme nicht unbedingt widersprechen. Dieser Grund kann aber für Tomocerus nicht angeführt werden, wo doch die Augen und optischen Ganglien in normaler Lagerung vorhanden sind, aber der „nebenlappenähnliche Globularapparat“ noch weiter lateral liegt an der Grenze des Deuterocerebrums. Dieser Gehirnteil ist nach meiner Ansicht nicht durch Reduktion nebenlappenähnlich geworden, sondern einfach nichts anderes als der Nebenlappen. Über die Frage nach dem Verbleib der pilzförmigen Körper bei Tomocerus habe ich bereits oben (S. 432) meine Ansicht dahin begründet, daß ihre Vorläufer an der Stelle zu suchen sind, wo aus den „Nackenloben“ Fasern sich stielartig sammeln (Textfig. 4 *St.*). Nur weitere vergleichende Untersuchungen und vor allem die weitergehende Anwendung spezifischer Methoden können die Frage endgültig klären.

Deuterocerebrum und Tritocerebrum.

Die Antennennerven und ihr Zentralorgan, das Deuterocerebrum, sind bei Deilephila sehr gut entwickelt. Die Antennalzentren (Riechzentren) stehen also hinter der guten Ausbildung der optischen Zentren durchaus nicht zurück, so daß wir hier nicht von einem umgekehrten Verhältnis in der Entwicklung der Seh- und Riechorgane und -zentren sprechen können, vielmehr von einer Anpassung an die hohen Anforderungen, die ein rascher Flug in später Dämmerung an diese Schwärmer stellt. Eine scharfe Abgrenzung des Deuterocerebrums gegen das Proto- wie gegen das Tritocerebrum ist nicht überall möglich. Gut gelingt sie jedoch in der durch die Deuterocerebralglomerulen charakterisierten Hauptmasse desselben. Frontal von den Nebenlappen des Protocerebrums liegt eine feinglomerulige Masse ohne scharfe Grenze und ohne besondere Struktur, aber enger Verbindung mit der weiterhin vor ihr liegenden Zone der Deuterocerebralglomerulen. Diese Masse darf wohl als die parosmetische Masse (Nebenriechmasse Kühnles) angesprochen werden. Viel größer und schärfer abgegrenzt ist der Hauptteil des Deuterocerebrums, die Zone der Antennalglomerulen selbst. Sie grenzt an die Vorderfläche des Gehirns und bildet eine Vorwölbung derselben, den Lobus olfactorius. Die Ansatzstelle der Antenne am Kopfe liegt hoch dorsal-lateral über demselben, so daß der Antennalnerv nicht in frontaler Richtung, sondern steil nach oben abgeht. In der Antenne ist er zweiteilig, am ersten Antennalglied befinden sich große Sinnesorgane, die anscheinend die Stellung und Bewegung der Antenne bemessen und regulieren. Ich komme bei Papilio darauf zurück. Der Antennalnerv tritt mitten in die Glomerulenmasse ein und verteilt sich vom Zentrum aus nach allen Richtungen. Die einzelnen Fasern lassen sich meist in die Glomerulen verfolgen. Die sehr zahlreichen und recht großen Glomerulen haben wie gewöhnlich kortikale Anordnung, sie liegen am Rande eines Drehungsellipsoids, dessen Längsachse von dorsal-lateral nach ventral-medial geht. Einige besonders große Glomerulen stehen frontal-dorsal etwas von der Hauptmasse isoliert. Die Glomerulen haben die Form eines sehr dickwandigen Bechers, in dessen gegen die gemeinsame Mitte gerichtete Höhlung Fasern einströmen, um in seiner Wandung ein dichtes Flechtwerk zu bilden, das nur bei längerer Mazeration mit Formol als solches erkennbar wird. Wird eine solche Glomerule senkrecht zu ihrer Fasereinströmung getroffen, so erhält man das Bild eines Ringes dichter Glomerulensubstanz, dessen Mitte

von längs- und quergeschnittenen Fasern eingenommen wird. Die Zellen des Deuterocerebrums liegen peripher unter der Wandung des Gehirns. Sie sind nur an zwei Stellen zu größeren Zellgruppen vereinigt, einmal frontal-dorsal in der Nähe der Einmündung des Nerven und dann ventral-lateral mit deutlicher Einströmung. Eine Gruppe an der Grenze des Deuterocerebrums zum Protocerebrum wurde bereits erwähnt. Die Zellen sind größtenteils vom Becherzellentypus (Textfig. 3), eine Anzahl größere sind eingestreut (Textfig. 1 u. 2). Die Faserverbindungen des Deuterocerebrums bieten nichts Besonderes: der Riechstrang verbindet es mit den Pilzen, die kräftige Deuterocerebralkommissur mit der Gegenseite und dem Zentralkörper; sehr mächtig sind die Verbindungen mit dem Tritocerebrum und dem Unterschlundganglion.

Auffallend ist, was ich besonders deutlich auch bei Papilio podalirius beobachtete, daß ein großer Teil der Fasern des vereinigten Antennalnerven nicht ins Deuterocerebrum eintritt, sondern an demselben vorbei ins Tritocerebrum geht. Ob es sich dabei um eine besondere Nervengruppe, etwa um die jener Sinnesorgane am Grunde der Antenne handelt, konnte ich noch nicht sicher feststellen. Das Tritocerebrum liegt ventral-lateral-aboral vom Deuterocerebrum. Es ist eine ziemlich umfangreiche eiförmige Masse feinfaseriger Substanz mit zahlreichen Glomerulen, deren Größe kaum über die Becherglomerulen hinausgeht. Zellen besitzt das Tritocerebrum in mäßiger Anzahl, Faserverbindung mit Proto- und Deuterocerebrum, am engsten aber mit dem Unterschlundganglion, gegen das besonders aboralwärts keine scharfe Grenze besteht. Das Tritocerebrum dient außer seinen gewöhnlichen Aufgaben, welche mit seiner Verbindung mit dem Frontalganglion in Beziehung stehen, hier auch einem Teil des Antennalneren als Zentrum. Im übrigen besteht kein wesentlicher Unterschied gegenüber Periplaneta.

Schlundkonnektive und Unterschlundganglion.

Die Schlundkonnektive sind entsprechend der flüssigen Nahrung der Imago, die nur einen engen Raum für den Darm beansprucht, kurz und gedrungen. Sie erscheinen breit, da Deutero- und Tritocerebrum ihnen seitlich anlagern, während die eigentlichen Konnektivfasern an der Innenseite verlaufen. Das ziemlich große Unterschlundganglion enthält reichlich Zellen, die fast alle ventral in einem starken Polster vereinigt sind, das gegen die dorsale Fasermasse durch Neurilemm abgetrennt ist. Die

Zellen sind vorne teilweise vom Typus der Textfig. 2, in der Mitte sind Becherzellen (Textfig. 3) mit Einströmung in die Fasermasse häufiger, sehr charakteristisch sind aber die großen Zellen, die sich aboral zwischen die einmündenden Bauchmarkstränge einschieben. Unter ihnen wurden Riesenzellen von 54 μ Längserstreckung gemessen, wie Textfig. 1 eine darstellt. Ihre Fasern scheinen motorisch zu sein. Eine weitere Zellgruppe lagert frontallateral. Im übrigen besteht das Unterschlundganglion aus Faserzügen mit dazwischen eingelagerter Neuropil(Glomerulen)masse, ohne daß Gebilde bestimmter Form sich differenziert hätten.

Kopec hat 1918 durch Exstirpationsversuche an Raupen und Faltern festgestellt, daß die meisten einfachen Reflexe nicht im Oberschlundganglion, sondern im Unterschlundganglion (z. B. das suchende Umhertasten) oder in den Thorakalganglien (z. B. Totstellreflex) oder auch in den Abdominalganglien (z. B. Defäkation) ihr Zentrum haben. Das Unterschlundganglion übt aber einen hemmenden Einfluß auf alle Reflexe aus, nach seiner Entfernung sind sie alle (außer Totstellen) wesentlich gesteigert, „krampfartig“.

Zusammenfassung der Resultate über Deilephila.

1. Vergleicht man Deilephila mit Periplaneta und den Hymenopteren, so treten die pilzförmigen Körper im Verhältnis zur Gesamtgröße des Gehirns stark zurück. Außerdem können noch folgende weitere Eigenschaften derselben als primitive Merkmale aufgefaßt werden: Die relativ geringe Zellenzahl, die Dreizahl der Einströmungen (Becher), die zarte Entwicklung der Stiele, die reiche Verzweigung derselben in 4 Stielenden und ihre verhältnismäßig unscharfe Begrenzung gegen das übrige Protocerebrum. Dagegen sind die Becher auffallend dickwandig und glomerulenreich. Eine breite Faserbahn verbindet die beiderseitigen Becher miteinander. Unter den bekannten Insektengehirnen schließt sich Deilephila am engsten an Forficula an.

2. Trotz Fehlens von Ozellen ist die Brücke als beiderseitige Glomerulenmasse mit breiter medianer Kommissur wohl entwickelt. Sie mag trotzdem der Verknüpfung optischer Eindrücke dienen, da unter ihren zahlreichen Faserverbindungen diejenige mit den optischen Ganglien die stärkste ist.

3. Die optischen Ganglien sind entsprechend den hohen Anforderungen des Dämmerungssehens sehr gut ausgebildet. Insbesondere ist die von mir bei Cetonia aurata erstmals beobachtete Seitenfibrillärmasse, die als abgespaltener Teil der 3. Fibrillär-

masse aufgefaßt werden kann, sehr gut entwickelt und reich mit Zellen versehen.

4. Die Nebenlappen der Protocerebralloben sind bei Deilephila besonders schön ausgebildet. Sie sind ziemlich scharf abgegrenzt und großenteils mit Neurilemm umkleidet, sie haben eine eigentümliche Glomerulenstruktur, eine besondere Zellgruppe mit becherähnlicher Einströmung, eine breite Kommissur über dem Zentralkörper, mit dem sie ebenfalls in enger Verbindung stehen. Ihre auffallendste Verbindung ist aber der stielartige Zusammenhang mit dem Ganglion opticum. Auch mit den Stielenden der pilzförmigen Körper tritt Faseraustausch ein.

Diese Ausbildungsweise der Nebenlappen darf auch als primitives Merkmal aufgefaßt werden, das sich am ähnlichsten bei Forficula und besonders bei Apterygoten wiederfindet. Am besten lassen sich Machilis und Deilephila miteinander vergleichen. Funktionell dürfte daher der Nebenlappen ähnlich wie der Zentralkörper ein Reflex- und Assoziationszentrum 1. Stufe sein, das bei höheren Insekten mit der hochgradigen Entwicklung der pilzförmigen Körper in seiner Bedeutung ebenso wie der Zentralkörper relativ zurücktritt. Der Sitz komplizierterer Instinkte dürfte nur in den pilzförmigen Körpern zu suchen sein, da sie allein unter allen Teilen des Oberschlundganglions eine größere Menge von Zellen besitzen. Bei Schmetterlingen wird es sich z. B. um die Kopulations- und Eiablageinstinkte handeln, die nachgewiesenermaßen im Oberschlundganglion lokalisiert sind. Dagegen werden Tätigkeiten, wie die Koordination der Nahrungsaufnahmebewegungen, die auch vom Gehirn ausgehen, auch von dem nicht mit besonderer Zellgruppe versehenen Zentralkörper geleitet werden können. Aber auch die Hauptlappen des Protocerebrums dürfen bei Deilephila in ihrer Bedeutung nicht unterschätzt werden.

5. Das Deuterocerebrum und das Tritocerebrum dienen beide den kräftigen Antennalnerven als Zentrum und sind den Anforderungen der nächtlichen Lebensweise entsprechend vorzüglich entwickelt.

6. Das gut entwickelte Unterschlundganglion ist reichlich mit Zellen versehen; es ist der Sitz einfacher Reflexe und kann auch einen hemmenden Einfluß auf alle Reflexe ausüben.

Literaturverzeichnis.

Böttger, Das Gehirn eines niederen Insekts, Lepisma saccharina L. Jen. Zeitschr. f. Nat. 1910, Bd. XLVI.

Bretschneider, Der Zentralkörper und die pilzförmigen Körper im Gehirn der Insekten. Zoolog. Anz. 1913, Bd. XLI, Nr. 12.

Ders., Über das Gehirn und das Gedächtnis der Küchenschabe. Naturw. Wochenschr. 1913, N. F., Bd. XII, S. 154—156.

Ders., Über die Gehirne des Goldkäfers und des Lederlaufkäfers. Zool. Anz. 1914, Bd. XLIII, Nr. 11.

Ders., Über die Gehirne der Küchenschabe und des Mehlkäfers. Jen. Zeitschr. f. Nat. 1914, Bd. LII.

Ders., Vergleichende Untersuchungen an Gehirnen als Beitrag zur Phylogenie der Arthropoden. Naturw. Wochenschr. 1918, Bd. XXXIII. Referat der Arbeit Holmgrens.

Demoll, Die Sinnesorgane der, Arthropoden ihr Bau und ihre Funktion. Braunschweig 1917, Vieweg.

Flögel, Über den einheitlichen Bau des Gehirns in den verschiedenen Insektenordnungen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1878, Suppl.-Bd. XXX.

Holmgren, Zur vergleichenden Anatomie des Gehirns von Polychäten, Onychophoren, Xiphosmen, Arachniden, Crustaceen, Myriapoden und Insekten. Kungl. Svenska Vetens Kapsakademiens Handlingar 1916, Bd. LVI.

Johnas, Das Facettenauge der Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1911, Bd. XCVII.

Jonescu, Vergleichende Untersuchungen über das Gehirn der Honigbiene. Jen. Zeitschr. f. Nat. 1909, Bd. XLV.

Kopeć, Lokalisationsversuche am zentralen Nervensystem der Raupen und Falter. Zool. Jahrb., Abt. Phys., 1918, Bd. XXXVI.

Kühnle, Das Gehirn, die Kopfnerven und die Kopfdrüsen des gemeinen Ohrwurms (Forficula auricularia). Jen. Zeitschr. f. Nat. 1913, Bd. L.

Mühlschlegel, Das Gehirn der Insekten. Aus der Heimat 1915, Bd. XXVIII.

Pietschker, Das Gehirn der Ameise. Jen. Zeitschr. f. Nat. 1910, Bd. XLVII.

Radl, Über spezifische Strukturen nervöser Zentralorgane. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1902, Bd. LXXII.

Zawarzin, Histologische Studien über Insekten. IV. Die optischen Ganglien der Aeschna-Larven. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1914, Bd. CVIII.

Ziegler, H. E., Über die Gehirne der Insekten. Naturw. Wochenschr. 1912, Bd. II, S. 433—442.

Ders., Über die Prinzipien der Tierpsychologie. Extrait du IX. Congrès international de Zoologie à Monaco 1913. Rennes 1914.

Ders., Der Begriff des Instinktes einst und jetzt 1920, 3. Aufl., Jena, G. Fischer.

Tafelerklärung.

Taf. 20.

Fig. 1—3 stellen Teile von drei Schnitten aus einer Frontalschnittserie durch das Gehirn von Deilephila Euphorbiae dar. Vergr. 140 linear. Der Schnitt Fig. 1 liegt am weitesten rückwärts, die beiden Pilzzellhauben, von denen die eine gezeichnet ist, sind noch nicht durch nervöse Elemente verbunden. Der Schnitt zeigt die beiden Becher (*i. B.* innerer Becher, *ä. B.* äußerer Becher), im Innern der Becher noch einige Becherzellen, sowie die beginnenden Querschnitte der Stiele (*St.*). Der äußere Becher zeigt noch eine Einströmung von seitlichen Becherzellen (*Bz.*).

Der Schnitt Fig. 2 liegt weiter vorn, die beiden Gehirnhälften beginnen zusammenhängend zu werden. An den beiden Bechern von Fig. 1 sind die Einströmungen verschwunden, dafür sieht man in der Mitte deutlich die Querschnitte der Stiele (*St.*). Daneben sieht man die Einströmung des für Deilephila charakteristischen 3. Bechers (*3. B.*) mit den zugehörigen Zellen (*Bz.*). Medialwärts von den pilzförmigen Körpern erscheinen die Brücke (*Br.*) und die großen Zellen der Pars intercerebralis (*P. i.*). *D* = Darmquerschnitt.

Die Fig. 3 zeigt einen Teil eines weiter vorne liegenden Schnittes, kurz bevor die beiden Hälften des Oberschlundganglions sich wieder trennen; die Fortsetzung nach außen zum Sehganglion, sowie nach unten zum Tritocerebrum und Unterschlundganglion ist nicht gezeichnet. Der Schnitt zeigt die Endstücke der Stiele: *Ba.* = Balken; *St. 3* und *St. 4* die für Schmetterlinge charakteristischen weiteren Stielenden; ferner der Nebenlappen (*Nl.*) mit seiner starken Faserverbindung zum optischen Ganglion (*o. k.*) *Qu.* = Querschnitte von Faserbündeln. *D* = Teil des Darmquerschnitts.

Zur Morphologie des Urodelenvorderhirns.

Von

Hartwig Kuhlenbeck.

(Aus dem anatomischen Institut der Universität Jena.)

Mit Tafel 21—24.

Einleitung.

Seitdem LEYDIG, STIEDA und EDINGER das Interesse für die vergleichende Hirnanatomie der niederen Vertebraten erweckt haben, ist auch das Amphibiengehirn, auf das EDINGER besonders aufmerksam machte, Gegenstand eingehender Bearbeitung geworden.

Gröbere Morphologie, Zellanordnungen und Faserverlauf sind durch eine Reihe von ausgezeichneten Arbeiten hinreichend geklärt, um ein, wenigstens in großen Umrissen zusammenhängendes Bild zu bieten.

Unter den älteren Forschungen sind namentlich die von BELLONCI, GAUPP, VAN GEHUCHTEN, OSBORN, OYARZUM, PEDRO RAMON, S. RAMON Y CAJAL und RUBASCHKIN hervorzuheben. In neuerer Zeit haben C. J. HERRICK und KAPPERS die phylogenetische Stellung des Amphibienhirns untersucht, BINDEWALD, HIRSCH-TABOR, RÖTHIG und SNESSAREW eine Reihe sorgfältiger Forschungsergebnisse veröffentlicht.

Der leitende Gesichtspunkt der vorliegenden Arbeit ist ein Versuch, das Urodelenpallium von einem bestimmten Standpunkt aus zu betrachten:

Die Erforschung der Rindenfelderstruktur des Großhirns des Menschen und der höheren Vertebraten auf Grund der Cytoarchitektonik bezeichnet einen großen Fortschritt in der neueren Gehirnanatomie, der durch die bahnbrechenden Untersuchungen BRODMANNS eingeleitet wurde. Die Ausdehnung dieser Unter-

suchungen auf die Rindengebiete niederstehender Vertebraten muß unsere Kenntnis des morphologischen Zusammenhanges erweitern.

Von Interesse ist schließlich die Frage, ob eine Differenzierung des Palliums in einzelne, auf Grund der Schichtungsverhältnisse abgrenzbare, den Rindenfeldern homologe Bezirke nicht schon dem Auftreten eines eigentlichen Cortex cerebri vorangeht, oder ob diese Differenzierung erst einer zunächst einheitlichen Rindenbildung entspringt.

Aufgabe der folgenden Ausführungen ist eine Stellungnahme zu diesem zentralen Problem.

Es ist aber nicht möglich, eine Schilderung der angedeuteten Verhältnisse zu untersuchen, ohne zugleich eine Gesamtübersicht des Urodelenvorderhirns zu geben. Es sind dabei die wichtigsten Ergebnisse der Arbeiten Herricks, Röthigs und Bindewalds berücksichtigt. Hiervon abweichende Ansichten sind auf eigene Untersuchungen im hiesigen Institut begründet.

Ich habe an dieser Stelle noch die angenehme Pflicht zu erfüllen, Herrn Geheimrat Maurer für seine liebenswürdige Unterstützung meiner Arbeit sowie für die liberale Überlassung von Material zu danken.

A. Gröbere Einteilung des Urodelenvorderhirns.

Man unterscheidet zunächst rein äußerlich den Lobus olfactorius (bei vielen Autoren auch Bulbus olf.) und den Lobus hemisphaericus. Dem Lobus olfactorius liegt lateral — meist ventrolateral, doch ist dies keineswegs konstant — der Tractus olfactorius an. In der Nähe des kaudalen Endes dieses Tractus findet sich bei gewissen Arten häufig eine kleine Anschwellung, der Bulbulus accessorius.

Eine scharfe Trennung zwischen dem Lobus olfactorius und dem Lobus hemisphaericus ist bei Urodelen selten vorhanden. Bei Anuren findet man in der Regel eine wenig ausgeprägte Furche oder Einschnürung, die Fovea limbica, die aber auch hier fehlen kann. Bei den Anuren sind die Lobi olfactorii fast regelmäßig durch eine sekundäre Verwachsung, die Concrescentia bulbaris, verbunden.

Die Hemisphären setzen sich kaudalwärts über ihre Verbindung mit dem Diencephalon hinaus fort und endigen mit einem abgerundeten Polus posterior (Herrick, occipitalis der älteren Autoren); s. auch Taf. 21, Fig. 1.

Der Seitenventrikel reicht bis in den Lobus olfactorius hinein und endet als Recessus medio-frontalis ventriculi lob. olf. In der Ventrikelwand ist der Übergang in den Lobus hemisphaericus medial durch einen konstanten, dorso-ventral verlaufenden Recessus medio-caudalis v. l. olf., lateral durch den weniger konstanten Recessus latero-frontalis v. l. olf. (Bindewald) angedeutet.

Der Lobus hemisphaericus wird in einen dorsalen Abschnitt, Pars pallialis (Gaupp) und in einen ventralen Abschnitt, Pars subpallialis (Gaupp) eingeteilt. Die Trennungslinien werden in der Ventrikelwand dargestellt medial durch den Sulcus limitans hippocampi (Herrick), lateral durch den Sulcus limitans lateralis (Gaupp) sive Sulcus endorhinalis (Kappers), die beide fronto-caudal verlaufen. Die laterale Furche kommt jedoch nur bei Anuren vor. Nach Herrick zerfällt nun der Lobus hemisphaericus auf Grund dieses Linienverlaufes in vier Teile: Pars dorso-lateralis, Pars dorso-medialis, Pars ventro-lateralis und Pars ventro-medialis.

Die Pars dorso-medialis stellt die Gegend des Primordium hippocampi (Kappers), einen Teil des Archipalliums dar. Sie wird meist von der Pars ventro-medialis durch eine zellfreie Zona limitans medialis getrennt. Bei Anuren findet sich auch zwischen Pars dorso-lateralis und ventro-lateralis eine Zona limitans lateralis.

Die Pars ventro-lateralis und der ventrale Abschnitt der Pars ventro-medialis entsprechen dem Basalganglion oder Striatum. Röthig hat den oberen, also dorsalen Teil der Pars ventro-medialis als Septum abgegrenzt. Dieser Teil bildet vielfach eine Vorwölbung in den Ventrikel hinein, die Eminentia septalis.

Fassen wir nun die Teile des Vorderhirns zusammen (Taf. 21, Fig. 2 u. 3), so haben wir:

1. Lobus olfactorius 2. Pars dorso-medialis 3. Pars dorso-lateralis	} Pars pallialis
4. Pars ventro-medialis 5. Pars ventro-lateralis	} Pars subpallialis.

Wozu als Pars sexta nach Röthig noch das Septum käme, das von anderen Autoren nur als Unterabteilung der Pars ventro-medialis angesehen wird.

Die Lumina der Seitenventrikel gehen durch weite Foramina Monroi in eine Aula über. Der Boden der Aula wird durch die Lamina terminalis und den sich frontalwärts vorstülpenden Re-

cessus neuroporicus gebildet, von dem aus die epitheliale Lamina supraneuroporica[1]) in das Septum ependymale übergeht, das den kaudalsten Abschnitt des Septums darstellt.

Die Aula ist als vorderster Teil des hier bis in das Telencephalon reichenden 3. Ventrikels anzusehen. Sie geht in das Diencephalon über.

Hinter der Aula vereinigen sich nur noch die Partes palliales der Hemisphären zur Bildung der Poli posteriores.

Das Dach der Aula wird durch die mannigfachen Ausstülpungen der Lamina epithelialis dorsalis gebildet. Ihre ventralen Ausstülpungen füllen teilweise als Plexus chorioides anterior die Aula aus und erstrecken sich beiderseits durch die Foramina interventricularia bis in die Seitenventrikel hinein.

Dorsalwärts stülpt sich dann der Plexus chorioides als Nodus vasculosus oder Paraphysis aus. Es ist dies ein blutgefäßreiches, drüsiges Organ. Kaudalwärts der Paraphysis senkt sich nochmals die vaskularisierte Lamina epithelialis als Velum transversum in den Ventriculus Diencephali.

Zwischen der Lamina terminalis und dem Wulst des Chiasma opticum befindet sich der Recessus praeopticus, der sich nach vorn unten senkt.

C. J. Herrick rechnet nach entwicklungsgeschichtlichen Gesichtspunkten den Teil des 3. Ventrikels kaudal der Aula, der sich zwischen Lamina terminalis, Velum transversum und Chiasmawulst befindet, noch zum Telencephalon. Diese Einteilung hängt mit den Forschungsergebnissen Herricks in der Frage nach den Uranfängen des Palliums und des Cortex cerebri aufs engste zusammen.

Diese Ergebnisse stützen sich auf die Hissche Einteilung

---

1) J. B. Johnston (Journ. of comp. Neur., 1913) hat zwar nachgewiesen, daß der allgemein bei den Amphibien so bezeichnete Recessus im streng ontogenetischen Sinn nicht der Recessus neuroporicus, d. h. der Überrest des Neuroporus ist. An der Hand von Reptilienpräparaten früher ontogenetischer Stadien zeigt er, daß der wahre Recessus neuroporicus sich ursprünglich zwischen Commissura Pallii und Commissura anterior einstülpt. Daher bezeichnet er auch den Abschnitt, in dem die Commissura Pallii eingebettet ist, als Lamina supraneuroporica. Für unseren „Recessus neuroporicus“ schlägt er die Bezeichnung „Margo posterior Pallii“ vor. Ich habe, da ich bei den Amphibien bisher noch keine ganz einwandfreie Bestätigung dieser Tatsache finden konnte, die geläufigen Bezeichnungen noch beibehalten.

des Medullarrohrs in eine Lamina dorsalis, aus der die afferenten Elemente, und in eine Lamina ventralis, aus der die efferenten Elemente hervorgehen. Die Laminae differenzieren sich wieder in je einen Abschnitt für die somatischen und die viszeralen Funktionen.

Im Neuraltubus werden ventrale und dorsale Lamina durch den Sulcus limitans getrennt. Diese Furche trennt auch als Sulcus diencephalicus medius den Thalamus in eine Pars dorsalis und ventralis ein.

Durch zwei weitere Furchen, Sulcus diencephalicus dorsalis und ventralis, wird von der Pars dorsalis der Epithalamus, von der Pars ventralis der Hypothalamus abgetrennt.

Nun senkt sich im vorderen Abschnitt des Thalamus der Sulcus limitans ventralwärts, entsprechend dem Fehlen motorischer Elemente in diesem Hirnteil. Hier stülpen sich dorsal die Augenbläschen aus, etwas mehr ventral die Hemisphären, diese zunächst nur als Bulbi olfactorii.

Das Gewebe um und zwischen den ausgestülpten Bulbi ist sekundäres olfaktorisches Gewebe. Als solches ist auch das des Recessus praeopticus anzusprechen. So wären die Hemisphären zunächst als primäre und sekundäre Olfaktoriuszentren entstanden. Durch das weitere Ausstülpen der Hemisphären sei dann auch Gewebe der ventralen Lamina mit hineingezogen worden. Auf diese Weise wird die Ausdifferenzierung der Hemisphären und die Ausbildung der verschiedenen Zentren erklärt und ihre Funktion aus ihren Verbindungen mit den kaudaleren Abschnitten des Diencephalons hergeleitet. Danach entsprechen:

Pars ventro-medialis dem Hypothalamus,
Pars ventro-lateralis der Pars ventralis Thal.,
Pars dorso-lateralis der Pars dorsalis Thal.,
Pars dorso-medialis dem Epithalamus.

Herrick stützt diese Theorien, die gewiß sehr viel Bestehendes an sich haben, auf den Nachweis der einzelnen Trennungsfurchen und Abschnitte im Diencephalon der Amphibien. Eine besondere Berücksichtigung finden bei seinen Untersuchungen die ontogenetischen Stadien. Immerhin dürfte in dieser Frage noch nicht das letzte Wort gesprochen sein (hierzu s. Taf. 21, Fig. 4).

B. Die histologischen Elemente.

Die Formelemente sind bei den Urodelen und Anuren ziemlich die gleichen. Ihre Betrachtung ist von besonderem Wert für

die vergleichende Gewebelehre. Es finden sich nämlich bereits auf dieser tiefen Stufe der Ausbildung eines Großhirns sämtliche Elemente der später ausgeprägten Rindenbildung (Pedro Ramon). Aber auch die Stützgewebe sind in bemerkenswerter Weise vertreten.

I. Neuroglia (s. Taf. 21, Fig. 5).

Schon Oyarzum berichtet, daß im erwachsenen Amphibiengehirn in bezug auf das Stützgerüst Verhältnisse vorliegen, die den embryonalen der Säugetiere außerordentlich ähnlich sind.

Es ist dies die charakteristische radiäre Anordnung der Fasern und Zellen der Stützsubstanz, peripher zu dieser Zellschicht die Lage der durch die Gerüstfasern zusammengehaltenen Ganglienzellen. Oyarzum gibt uns weiter an, daß außer dem stark verästelten Ependym eigentliche Gliazellen nicht vorhanden seien. Die Molekularschicht bestehe hauptsächlich aus Ependymfasern. Die gleichen Angaben in bezug auf die Neuroglia machen auch Retzius und Neumayer.

Genauere Untersuchungen (Rubaschkin, Bindewald) stellten aber neben dem Ventrikelependym auch Gliazellen fest. Diese Gliazellen, mit starken Verästelungen versehen, die ihrerseits wieder Seitenäste abgeben, und infolge dieser zierlichen Zeichnungen Mooszellen genannt, werden von Rubaschkin als Übergänge zwischen dem Ependym und den gewöhnlichen Astrozyten mit dünneren glatten Verästelungen angesehen. Diese Mooszellen sind jedoch nicht besonders häufig. Außerordentlich selten sind die richtigen Astrozyten (Kurzstrahler). Da diese Gliazellen außerdem verhältnismäßig schwer darstellbar sind, erklären sich die auseinandergehenden Ansichten der Autoren leicht. Zu Verwechslungen können unter Umständen feine kristallisierende Niederschläge von Silber- oder Chromverbindungen Anlaß geben.

Daß die am äußeren Rande der Hemisphärenwand liegenden Zellen immer als Stützelemente anzusehen sind (Bindewald, Rubaschkin), möchte ich auf Grund meiner Präparate bezweifeln. Ich fand bei geeigneter Behandlung meist Tangentialzellen.

II. Nervöse Elemente.

Es können drei verschiedene Arten von Ganglienzellen nachgewiesen werden (s. Taf. 21, Fig. 8).

1. Die sogenannten großen Pyramidenzellen. Die Golgi-Methode läßt erkennen, daß sie einen birnförmigen, manchmal auch

vieleckigen Zellkörper haben. Sie sind als „Pyramidenzellen“ nicht sehr typisch, eher bilden sie eine Art Mittelform zwischen den Pyramiden — und den polymorphen Zellen der Säugetiere. Die Spitze der Zelle ist peripherwärts gerichtet. Ihr entspringt ein dicker Dendrit, der sich sofort teilt und reich verzweigte Seitenäste abgibt. Oft entspringen auch den Ecken des Zellkörpers weitere Dendriten, die ebenfalls peripherwärts streben. Die Dendriten sind reichlich mit Appendices besetzt. Der glatte Neurit entspringt auf der den Protoplasmafortsätzen entgegengesetzten Seite, um jedoch bald umzubiegen und den gleichen peripheren Verlauf zu nehmen. Manchmal biegt er schon am Zellkörper um, so daß es den Anschein hat, als entspringe er zwischen zwei Dendriten.

2. Die Körnerzellen („kleine Pyramidenzellen“ verschiedener Autoren). Sie haben etwas kleinere, ovale bis birnförmige Gestalt. Ihre Dendriten sind weniger zahlreich, fast immer ohne Appendices. Die Neuriten zeigen beim Abgang kein charakteristisches Verhalten und lassen sich oft schwer von langen Dendriten unterscheiden. Auch hier verlaufen beinahe sämtliche Fortsätze peripherwärts.

3. Die Tangentialzellen. Es sind verhältnismäßig kleine Zellen vom Golgischen Typ. Ihre Fortsätze verlaufen parallel zur Gehirnoberfläche. Ihre Gestalt ist eiförmig. Die Dendriten entspringen den beiden seitlichen Polen, der Neurit, der mit einem der Dendriten zusammen verläuft, hat keinen regelmäßigen Ausgangspunkt.

Die Ganglienzellen sind allgemein durch einen sehr großen, runden Kern gekennzeichnet, der beinahe den ganzen Zellkörper ausfüllt. Bei geeigneten Färbemethoden (Hämatoxylin nach Dreyer, Thionin, Cresylviolett; s. Taf. 21, Fig. 6) lassen sich zwei Arten von Zellkernen unterscheiden. Die einen, etwas größeren, zeigen auf hellem Grunde ein schwach ausgeprägtes Liningerüst und in diesem tiefblaue, dicke, unregelmäßige Brocken von Chromatin. Die anderen Kerne haben einen gleichmäßig dunkleren Grundton und kleinere, gut verteilte Granula, die weniger scharf kontrastieren.

Bindewald und Kappers sehen nur in den Zellen mit den großen, hellen Kernen echte Ganglienzellen, die Zellen mit dunklen, granulierten Kernen betrachten sie als andere Elemente, Stützzellen, noch nicht ausgereifte, auf der Stufe der Neuroblasten stehengebliebene Zellen.

Wenn auch die Ependymzellen ebenfalls dunkle granulierte Kerne haben — die sich aber durch ihre längliche, ovale Gestalt, die viel dunklere Grundtönung und die bedeutend feinere und

außerordentlich dichte Granulierung von denen der angeblichen Stützzellen oder Neuroblasten unterscheiden — so kann ich mich keineswegs dieser Ansicht anschließen. Beide Zellarten scheinen mir durchaus vollwertige Ganglienzellen zu sein. Es ist allerdings unzweifelhaft, daß die hellkernigen Zellen den ausdifferenziertesten Typ darstellen. Vergleicht man GOLGI- oder CAJAL-Serien mit solchen, die mit Cresylviolett oder Thionin gefärbt wurden, so sieht man, daß die hellkernigen im allgemeinen den „großen Pyramidenzellen“ die dunkelkernigen den Körner- und Tangentialzellen entsprechen dürften.

Die nervösen Elemente zeigen für den Lobus olfactorius und Lobus hemisphaericus verschiedene Schichtungsverhältnisse.

a) Lobus olfactorius.

Der Lobus olfactorius enthält alle drei Arten von Nervenzellen. Die innerste Schicht wird von Körnerzellen gebildet. Es folgt dann eine Schicht von großen Pyramidenzellen, die in charakteristischer Weise als Mitralzellen ausgebildet sind, indem ihre Dendriten mit den ankommenden Olfactoriusfasern die Glomeruli bilden. Zwischen der Schicht der Glomeruli und der Mitralzellen findet sich eine zellarme Molekularschicht. In der Schicht der Glomeruli selbst sind am inneren Rande Tangentialzellen vorhanden, von RUBASCHKIN als subglomerulose, von PEDRO RAMON als Cellules panachées bezeichnet.

Die äußerste Schicht wird durch die Fila olfactoria dargestellt. Die Schicht der Fila und der Glomeruli wird auch als Formatio bulbaris zusammengefaßt: BINDEWALD, der gerade die Verhältnisse des Lobus olfactorius besonders gründlich bearbeitet hat, schlägt für dessen gesamte Schichtungsanordnung die Bezeichnung „Formatio bulbaris“ vor, die nach ihm also von außen nach innen umfaßt (Taf. 21, Fig. 7):

1. Die Fila olfactoria } Formatio bulbaris,
2. die Zona glomerulosa }
3. die Zona molecularis,
4. die Zona mitralis,
5. die Zona granularis.

Der Ventrikel des Lobus olfactorius ist nur von Körnerzellen umgeben, durch das Ventrikellumen werden sie in eine laterale Lage, die an die Zona mitralis grenzt und in eine mediale Lage, die keinen Zusammenhang mit der übrigen Lobarformation behält, geschieden.

b) Lobus hemisphaericus.

Im ganzen Lobus hemisphaericus ist zunächst die Anordnung von grauer und weißer Substanz einheitlich. Die graue Substanz lagert dem Ventrikelependym auf. Peripherwärts kommt die weiße Substanz, d. h. die Molekularschicht, in der die sämtlichen Leitungsbahnen verlaufen.

In der Pars subpallialis finden sich in der grauen Substanz lediglich Körnerzellen, die eine kaum differenzierte Lage bilden (s. auch Taf. 22, Fig. 11 f.). Wir können hier nur eine Körnerschicht und ein Stratum moleculare seu zonale unterscheiden.

Ganz anders verhält sich dagegen die Pars pallialis. Dem Ependym lagern hier dichtgedrängte Körnerzellen auf. Weiter peripherwärts finden sich große Pyramidenzellen, auf die wieder Körnerzellen folgen. Zu äußerst liegen die Tangentialzellen, zwischen diesen und der Gehirnoberfläche liegt die ziemlich zellfreie Lamina molecularis.

Fast alle Neuriten verlaufen in dieser Molekularschicht. Vereinzelte nur steigen zu den tiefsten Körnerzellen herab und verlieren sich da. Diese Neuriten werden von den Gebrüdern Cajal besonders hervorgehoben und auch Rubaschkin bezeichnet sie, wohl an jene Autoren sich anlehnend, als sogenannte subependymale Fasern.

Sie schon als erste Anlage eines subkortikalen Marklagers anzusehen, ist aber nicht möglich. Diese Neuriten fand ich bei allen Urodelen, die ich untersuchen konnte, marklos. Es handelte sich immer nur um vereinzelte Fasern, die sich sofort verloren, nicht aber um Faserzüge, die Gehirnteile miteinander verbinden.

Als Rinde ist nur eine graue Substanz anzusprechen, die peripher von ihren Leitungsbahnen liegt. Auch C. J. Herrick definiert in diesem Sinne den Begriff des Cortex cerebri als „correlation tissue developed as superficial grey matter within the dorsal (pallial) walls of the cerebral hemispheres“.

Dennoch spricht gerade Herrick vom Cortex hippocampi und auch Röthig vom Paläocortex. (Auf die besondere Bedeutung dieses von Kappers eingeführten Begriffes gehen wir hier nicht näher ein. Wir werden weiter unten dazu Stellung nehmen.) Diese beiden Bildungen dürften aber — wenigstens bei den Urodelen — nur als weit peripher gelegene Tangential- und Körnerzellen anzusprechen sein, die in die leitende Molekularschicht hineinreichen, aber organisch durchaus zum zentralen Grau des Palliums gehören.

Auf Grund dieser Betrachtungen muß man zu dem Schluß gelangen, daß im Pallium der Urodelen eine Rindenbildung nicht vorhanden ist. Dennoch sind in diesem Pallium, eine Tatsache, die bereits PEDRO RAMON betont, schon sämtliche Nervenelemente vertreten, welche die Rinde der höheren Vertebraten aufbauen. Die primitive Stufe eines Palliums ohne Cortexbildung erscheint uns als ein scharf umschriebener morphologischer Zustand, der für die Urodelen charakteristisch ist.

Dieser Zustand kommt auch in der Ontogenese der höheren Vertebraten wieder zum Vorschein.

Der histologische Aufbau des Palliums läßt also fünf Schichten erkennen (Taf. 21, Fig. 8 a):

1. Die innere Körnerschicht,
2. die Pyramidenschicht,
3. die äußere Körnerschicht,
4. die Schicht der Tangentialzellen,
5. die Lamina zonalis.

Diese histologische Schichtung ist aber keineswegs so regelmäßig ausdifferenziert, daß sie ohne weiteres in die Augen springt Die einzelnen Schichten gehen durchaus unregelmäßig ineinander über. Die Kombination von GOLGI-Bildern zeigt aber mit Bestimmtheit die angegebene Schichtungstendenz.

Dagegen läßt sich auf Grund der Zellanordnung eine andere morphologische Schichtung sehr deutlich erkennen (von innen nach außen, s. Taf. 21, Fig. 8 b):

1. Eine dichtgedrängte Basalschicht (enthält Körnerzellen und spärliche Pyramidenzellen).

2. Eine lockere Schwärmschicht (enthält ausgeschwärmte Pyramiden, Körner und Tangentialzellen).

3. Eine zellfreie Zonalschicht.

Das Auftreten einer undeutlichen Schwärmschicht, die allerdings auch ganz anders zusammengesetzt ist, wird zuweilen auch in den ventralen Teilen des Nucleus basalis angedeutet. Sie ist bedingt durch die Gruppierung zweier „Kerne“, der Prominentia ventro-lateralis und medialis.

Es lassen sich also am ganzen Urodelenvorderhirn in bezug auf die Schichtungsverhältnisse drei Grundformen unterscheiden:

a) Die Formatio lobaris (BINDEWALD) (5 Schichten),
b) die Formatio subpallialis (2 Schichten),
c) die Formatio pallialis (5 bzw. 3 Schichten)
(hierzu s. Taf. 21, Fig. 7 u. 8 u. Taf. 22, Fig. 11 f.).

Die Vaskularisation der Hemisphärenwandung wird durch Kapillargefäße vermittelt, die sich von der Pia in die Molekular- und Schwärmschicht hineinsenken (Taf. 21, Fig. 8).

In der Basalschicht werden keine Gefäße angetroffen. Ihre Blutversorgung wird vom Plexus chorioides versehen.

C. Die Regionen des Urodelenvorderhirns.

Die drei äußeren Abschnitte des Vorderhirns, Lobus olfactorius, Pars pallialis und Pars subpallialis, die man auch histologisch voneinander unterscheiden kann, zerfallen ihrerseits wieder in besonders differenzierte Regionen (Taf. 21, Fig. 9 u. 10).

a) Lobus olfactorius.

1. Die typische Formatio lobaris nimmt nur den oralen und mittleren Abschnitt der lateralen Seite des Lobus olfactorius ein.

2. Die mediale Seite wird von Körnerzellen eingenommen, die durch den Ventrikel von der Formatio lobaris abgetrennt werden (s. oben). Diese Zellen erstrecken sich dorsalwärts und ventralwärts bis an die Peripherie. Sie umgreifen gewissermaßen die Formatio lobaris und erstrecken sich lateralwärts bis in die Gegend der Formatio bulbaris (Taf. 21, Fig. 7).

Diese drei Abschnitte, von Röthig als Cellulae bulbares mediales, dorsales und ventrales unterschieden, bilden als zusammenhängende Zellmasse den gegen die Formatio lobaris gut abgrenzbaren Nucleus olfactorius anterior (Herrick). Medial in der Höhe des Recessus medio-caudalis Ventriculi Lobi olfactorii geht der Nucleus olf. ant. mit scharfer Grenze in das Primordium hippocampi über, ventral davon grenzt er an das Septum, dorsal an die Area dorsalis Pallii.

3. Lateral sind die Verhältnisse verwickelter. Ohne einen ganz scharfen Übergang zu bilden, gehen die Cellulae bulbares ventrales und dorsales, sowie die Formatio lobaris, deren Schichtung sich allmählich verwischt, in eine gleichmäßig dichte Zellmasse auf, die bis zur Gehirnoberfläche reicht und dort meist noch eine besondere Lage oberflächlicher Zellen — Cellulae superficiales der Autoren — bildet. Diese Zellmasse erstreckt sich am weitesten kaudalwärts in der Mitte der lateralen Hemisphärenfläche, bis über den Recessus latero-frontalis hinaus.

Diese Area hat, wenn man von den etwas unscharfen Grenzen absieht, ungefähr die Form eines Dreiecks. Ich schlage dafür die

Bezeichnung Nucleus postolfactorius lateralis vor (Taf. 21, Fig. 10, Taf. 22, Fig. 11, 12 u. 15 u. Taf. 23, Fig. 20).

BINDEWALD, dem diese Region auffiel, ohne daß er sie aber als besonderen Kern abgrenzt, berichtet darüber:

> „Die weitgehende Differenzierung, die diese Gegend bei Amblystoma und mehr noch bei Siren lacertina zeigt, legt die Vermutung nahe, daß es sich hier um ein ganz distinktes Zentrum mit spezieller Funktion handelt. Vielleicht stellen spätere Untersuchungen heraus, daß es sich hier um eine Station des Oralsinnes handelt . . .“

Die Faserverbindungen (s. unten) weisen aber den Nucleus postolf. lat. als sekundäres Riechzentrum aus, da eine ganze Anzahl sekundärer Olfaktoriusfasern aus der Radiatio olfactoria ventralis dort ihre Endstätte finden. Es liegt nahe, diese Gegend mit dem Lobus pyriformis der niederen Säuger zu homologisieren. Die Zusammenhänge in der phylogenetischen Reihe sind jedoch immer noch zu ungewiß, um mehr als eine bloße Vermutung zu erlauben.

Gegen die Area lateralis Pallii ist der Nucleus postolfactorius lateralis leicht abzugrenzen. In das Corpus striatum geht er ohne deutliche Grenze über.

b) Pars subpallialis.

Sie enthält (Taf. 21, Fig. 9 u. 10 u. Taf. 22, Fig. 11, 12f.):

1. Das Corpus striatum oder Nucleus basalis. Es bildet eine, den Angulus inferior des Ventrikels umgreifende, wenig differenzierte Zellmasse, die keine bestimmte Schichtung erkennen läßt. Ein kleiner Bezirk, der im mittleren Hemisphärenabschnitt zwischen der Area lateralis Pallii und dem eigentlichen Striatum auftritt, kann als Anlage eines Epistriatums angesehen werden. Dieser Abschnitt ist durch eine verhältnismäßig dünne Zellschicht charakterisiert, während das Striatum in dieser Gegend zwei dichte Zellhaufen („Kerne“) bildet, die Prominentia ventro-lateralis und die Prominentia medialis. Die Prominentiae mediales der beiden Hemisphären verschmelzen am Foramen Monroi miteinander. Das Striatum reicht noch etwas kaudalwärts über die Schlußplatte hinaus und verbindet sich durch einen Zellstrang mit dem zentralen Grau des Thalamus, besonders mit der Eminentia Thalami, wird dann aber durch die Pars pallialis, die allein den Polus posterior bildet, vom Ventrikel abgedrängt (Taf. 23, Fig. 23).

2. Das Septum.

Dieser Abschnitt stellt nach Röthig denjenigen Teil der medialen Hemisphärenfläche dar, der sich zwischen der Pars dorso-medialis, also dem Primordium hippocampi und der Pars ventro-medialis, einschaltet. Das Septum beginnt oral, wo es an den Nucleus olfactorius anterior grenzt, zugleich mit dem Primordium hippocampi. Von diesem ist es durch den Sulcus limitans getrennt. Das Septum endet als solches am Foramen Monroi, nachdem es kurz vorher membranös geworden ist (Septum ependymale). Es schlägt sich dann als Lamina supraneuroporica in die Lamina epithelialis des Diencephalon-Daches um (Taf. 22, Fig. 12, 13, 15, 16 u. 17 u. Taf. 22, Fig. 20 u. 21).

Das Septum der Urodelen ist als eine Zellmasse aufzufassen, die aus einem dorsal vorgeschobenen Teil der Prominentia medialis des Nucleus basalis entstanden ist.

Das Septum umfaßt vier Bestandteile. Oral besteht es nur aus einer einheitlichen Zellmasse, die sich bei verschiedenen Arten als Eminentia septalis etwas in den Ventrikel hineinwölbt. Diese Eminentia septalis entspricht dem Nucleus postolfactorius (medialis, d. Verf.) Herricks. Herrick rechnet allerdings zu diesem Nucleus, den er mit dem Tuberculum olfactorium der höheren Vertebraten homologisiert, auch noch die Prominentia medialis des Nucleus basalis.

Aus den zunächst einheitlichen Cellulae septales differenzieren sich weiter kaudalwärts zwei Kerne aus, Nucleus lateralis und medialis Septi. Ein loser Zellstreifen leitet zum Primordium hippocampi über, als Pars fimbrialis Septi. Außerdem bleiben die Cellulae septales und ihre Eminentia septalis weiter bestehen. In der Gegend des Foramen Monroi, beim Übergang in das Septum ependymale ist das Verhalten der Eminentia septalis verschieden. Sie kann entweder ganz verschwinden oder dem Nucleus basalis als kleine Anschwellung aufsitzen oder endlich einen kleinen Knoten an der Basis des Primordium hippocampi bilden. Die Pars fimbrialis septi bleibt konstant im Zusammenhang mit dem Primordium hippocampi.

c) Pars pallialis (Taf. 22 u. 23, Fig. 11—23).

In der Literatur sind die Angaben über die Pars pallialis spärlich. Gaupp spricht von der Formatio Pallii medialis, dorsalis, lateralis, ohne sich auf eine nähere Beschreibung einzulassen. Rubaschkin bringt keine neuen Beobachtungen. Kappers be-

zeichnet den medialen Abschnitt des Palliums (beim Frosch) als Primordium hippocampi, Röthig unterscheidet dorsal des Primordiums noch Cellulae mediales Ventriculi, lateral die Cellulae laterales Ventriculi, ohne nähere Angaben zu machen. Auch Bindewald bringt nichts Neues.

Es wird nur allgemein angegeben, daß die Zellen im Primordium hippocampi durch ihre lockere Anordnung gekennzeichnet sind. Die oberflächlichen Zellen dieses Abschnittes werden von Herrick als Cortex hippocampi angesehen (s. oben), was uns — zum mindesten für die Urodelen — unberechtigt erscheint.

Auf Grund verschiedener Ausbildung der oben angegebenen Schichtungsverhältnisse nach dem Schema Basalschicht, Schwärmschicht, Zonalschicht läßt eine genaue Untersuchung des pallialen Abschnitts drei Felder unterscheiden. Wir fassen sie als Primordialfelder des Palliums auf, aus denen die Rindenfelder der höheren Vertebraten hervorgehen. Unmittelbar vergleichen kann man sie mit den drei Rindenplatten der Reptilien [1]).

Wir bezeichnen sie als Area Pallii medialis, dorsalis, lateralis.

Die Area medialis, das Primordium hippocampi der Autoren, ist charakterisiert durch eine sehr schmale Basalschicht, auf die eine ungewöhnlich breite, lockere Schwärmschicht folgt, die weit in die Zonalschicht eindringt, so daß die ganz zellfreie Zone nur einen dünnen Randstreifen bildet.

Nach dem Faserverlauf (s. unten) haben wir in dieser Area tertiäre Riechzentren zu suchen. Wir haben es also mit einem ersten pallialen — um nicht zu sagen „kortikalen" — Riechzentrum zu tun, für das auch im Hinblick auf die weiteren Ergebnisse vergleichender Hirnanatomie die Bezeichnung Primordium hippocampi in jeder Hinsicht zutrifft.

Die Area medialis ist oral vom Nucleus olfactorius anterior durch den Recessus medio-caudalis Ventr. Lob. olf. abgegrenzt, ventral vom Septum durch den Sulcus limitans hippocampi und die Pars fimbrialis Septi, dorsal ist sie scharf von der Area dorsalis Pallii abgesetzt, kaudal verschmilzt sie mit den anderen Feldern des Palliums im Polus posterior.

Die Area dorsalis Pallii hat eine im Gegensatz zum Primordium hippocampi breite und sehr dichte Basalschicht. Die

---

1) Es braucht dabei wohl kaum besonders betont zu werden, daß sich die Reptilien in keiner Weise von den gegenwärtigen Amphibienformen ableiten lassen.

Schwärmschicht ist bedeutend dünner, aber noch sehr ausgeprägt, sie reicht nicht so weit in die Zonalschicht wie in der Area medialis, der zellfreie Saum erscheint also breiter.

Das dorsale Feld erstreckt sich vom Nucleus olfactorius anterior bis zum Polus posterior. Es tritt etwas weiter kaudal auf als das Primordium hippocampi und hat im Anfang eine etwas undeutliche Begrenzung gegen den Lobus olfactorius.

Auch die Area dorsalis hängt mit dem Riechapparat zusammen und scheint tertiäre Riechzentren zu enthalten.

Area dorsalis und medialis sind als echtes Archipallium anzusprechen.

Die Area lateralis zeigt eine ähnlich breite und dichte Basalschicht wie die Area dorsalis, die Schwärmschicht ist aber bedeutend geringer ausgebildet und liegt der Basalschicht dichter auf. Die Zonalschicht ist sehr breit.

Gegen das Corpus striatum bzw. das Epistriatum hebt sich das laterale Feld ziemlich deutlich ab. Bei gewissen Arten, z. B. Siren lacertina, auch bei Salamandra maculosa bildet die ventrale Kante der Area lateralis, die sich scharf von der einheitlichen und dünnen Zellschicht des Epistriatums abgrenzt, eine Prominentia lateralis. Die Area lateralis steht durch zahlreiche marklose und wenige markhaltige Fasern mit dem Nucleus basalis und dem lateralen Vorderhirnbündel in Verbindung (s. unten, Faserzüge). Sie erhält hierdurch Fasern, die dem Thalamus entstammen. Die Verbindungen mit dem Riechapparat sind dagegen unsicher. Sekundäre Olfactoriusfasern lassen sich mit Bestimmtheit nur bis in den vorgelagerten Nucleus postolfactorius lateralis verfolgen. Der Tractus bulbo-„corticalis“ (s. unten) strahlt in die Area dorsalis aus.

Wir fassen daher diese laterale Area als Ansatz eines Neopalliums auf.

Vergleichende Beobachtungen lassen vermuten, daß die Area lateralis der lateralen Rindenplatte der Reptilien entspricht.

Neben den von Edinger und Elliot Smith eingeführten morphologischen Begriffen Archipallium und Neopallium hat Kappers die Bezeichnung Paläopallium aufgestellt. Das Archipallium erhält tertiäre Olfactoriusfasern aus den sekundären Olfactoriuszentren, stellt also selbst ein tertiäres Riechzentrum dar. Das Neopallium erhält tertiäre Fasern, die nicht dem Riechapparat angehören, bedeutet also gewissermaßen die Emanzipation des Palliums aus dem Dienst des Olfactoriussystems.

Nun definiert KAPPERS das Paläopallium als die Endstätte sekundärer Olfactoriusfasern, also als sekundäres Olfactoriuszentrum. Dementsprechend teilt er auch den Cortex cerebri in Paläocortex (Cortex Lobi olfactorii, Cortex Lobi pyriformis), Archicortex und Neocortex ein.

Vergleichen wir hiermit unsere Resultate, so sehen wir, daß sich im Urodelenpallium nur tertiäre Zentren finden. Wenn im oralen Abschnitt des Palliums sekundäre Olfactoriusfasern ab und an erkannt werden, so liegt das nur an der nicht ganz scharfen Abgrenzung. In Wirklichkeit handelt es sich dann um den Lobus olfactorius. Definieren wir mit HERRICK das Pallium als „the dorsal wall of the Telencephalon . . . being bounded behind by the Velum transversum, in front by the olfactory bulbs, laterally . . .“, so werden wir das „Paläopallium“ gar nicht als Pallium ansprechen, sondern als einen Bestandteil des Lobus olfactorius ansehen. Somit fällt für uns die Bezeichnung Paläopallium — und erst recht Paläocortex — fort.

Es ist nun von besonderem Interesse, zu beobachten, wie das Pallium der Urodelen in seiner Ausbildung bei den einzelnen Gattungen ziemliche Verschiedenheiten aufweist. Vergleicht man z. B. die drei beschriebenen Primordialfelder bei den Salamandrinen Salamandra maculosa, Triton vulgaris und Siredon pisciformis, so findet man, daß sie bei Salamandra maculosa am ausdifferenziertesten sind (Taf. 22, Fig. 11—14).

Die Area medialis seu Primordium hippocampi ist in ihrer charakteristischen Anordnung vorhanden, zerfällt aber selbst wieder kaudalwärts in zwei nicht ganz scharf zu trennende Felder, ein dorsales mit dünnerer Basalschicht und ein ventrales mit dicker, ausgeprägter Basalschicht. Dorsales und laterales Feld sind außerordentlich leicht abzugrenzen. Das Pallium hebt sich mit der deutlichen Prominentia lateralis vom Epistriatum ab.

Unterscheidet man Area medio-dorsalis und medio-ventralis Pallii, so kann man bei Salamandra maculosa von vier Feldern sprechen.

Bei Triton vulgaris sind Area medialis, dorsalis, lateralis gut ausgeprägt und abgrenzbar, zum Unterschied von Salamandra macul. findet man das mediale Feld einheitlich ausgebildet (Taf. 22, Fig. 15 u. Taf. 23, Fig. 19).

Die einfachsten Verhältnisse finden sich bei Siredon — was mit dem Dauerlarvenzustand dieses Tieres gut übereinstimmt (Taf. 23, Fig. 20—23).

Wohl ist ein typisches Primordium hippocampi entwickelt, aber seine Schwärmschicht ist längst nicht so gelockert wie bei den vorhergenannten Gattungen. Der Übergang in das dorsale Feld vollzieht sich deutlich erkennbar, wenn auch allmählich. Die Abgrenzung des dorsalen vom lateralen Felde macht dagegen erhebliche Schwierigkeiten. Ein Unterschied ist zwar auch hier zweifellos vorhanden, die Erkennung ist aber nur möglich, wenn man sich die Verhältnisse bei Salamandra oder Triton vergegenwärtigt. So erklärt es sich, daß diese Felderung Bindewald in seiner so eingehenden und genauen Amblystomamonographie entgangen ist.

Auch der Übergang der Area lateralis in das Striatum (Epistriatum) vollzieht sich ohne scharfe Abgrenzung. Infolgedessen ist eine Prominentia lateralis nicht oder wenigstens selten sehr ausgeprägt vorhanden.

D. **Die Faserzüge** (Taf. 23 u. 24, Fig. 24—33).

Zum Schluß sei noch eine kurze Übersicht der wichtigsten Fasersysteme gegeben. Es ist zwar eine große Anzahl von den verschiedensten Autoren beschrieben worden, trotzdem wissen wir aber über ihre feineren Beziehungen und ihre einzelnen Komponenten noch recht wenig.

Man kann Fasern unterscheiden, die das Vorderhirn mit dem Zwischenhirn verbinden — direkte Verbindungen des Vorderhirns mit tieferen Hirnabschnitten als den Thalamus gibt es nicht — und solche, die einzelne Teile des Vorderhirns miteinander verknüpfen. Besonders zu betrachten sind noch die Kommissuren.

a) Faserzüge vom und zum Diencephalon.

1. Der wichtigste Zug ist das bei allen Amphibien vorhandene markhaltige basale Vorderhirnbündel (Stieda), das in zwei Abschnitte zerfällt, in das mediale und das laterale Vorderhirnbündel. Das mediale Bündel beginnt in Höhe des ventralen Teiles des Nucleus postolfactorius medialis, das laterale im entsprechenden Abschnitt des Nucleus postolfactorius lateralis. Beide Bündel erhalten gleich im Beginn zahlreiche sekundäre Olfactoriusbahnen (meist aus der Radiatio olfactoria ventralis Bindewald, s. unten). In ihrem weiteren Verlaufe erhalten sie starke Zuzüge aus den gleichseitigen Abschnitten des Palliums und der Pars subpallialis, meist in Gestalt von marklosen Fasern. Es sind dies für das laterale

Bündel Faserzüge aus dem Corpus striatum, aus der Area dorsalis und lateralis des Palliums, für das mediale Bündel aus der Area dorsalis und medialis (Primordium hippocampi), letztere fast immer markhaltig, und aus den Septumkernen. Das laterale Bündel führt ferner Fasern aus dem Thalamus zur Area lateralis.

Die so verstärkten Bündel kreuzen beide teilweise in der Lamina terminalis als Commissura anterior und ziehen dann zum Thalamus, wo sie sich verlieren.

Die genauere Zusammensetzung dieser Fasermassen ist äußerst kompliziert und noch keineswegs genügend erforscht. Sie enthalten sowohl auf- wie absteigende Fasern aller genannten Abschnitte.

Der olfaktorische Anteil des Bündels, besonders des medialen, ist beträchtlich.

Eine Anzahl dieser Fasern endet im Nucleus praeopticus, der ein sekundäres oder tertiäres Riechzentrum darstellt.

2. Der Tractus cortico-thalamicus (HERRICK) verbindet Teile des Polus posterior mit dem Thalamus. Er zerfällt in einen Tractus cortico-thalamicus medialis, aus dem kaudalen Abschnitt des Primordium hippocampi und cortico-thal. lateralis, aus dem lateralen und auch teilweise aus dem dorsalen Felde des Palliums.

Die mediale Faserung dürfte als Verbindung des Primordium hippocampi mit einem dem Corpus mamillare der Säuger homologen Abschnitt des Diencephalon dem Fornix entsprechen. Diese Züge sind meist markhaltig.

3. Der Tractus cortico-habenularis medialis und lateralis (HERRICK) (olfacto-habenularis EDINGER) verbindet das Primordium hippocampi und das laterale Feld im Polus posterior mit dem Ganglion habenulae. Teilweise überschreiten sie in der Commissura habenulae die Medianlinie. Diese Züge sind gemischt markhaltig und marklos (ganz marklos bei Amblystoma, BINDEWALD) und bilden die sogenannten Taenia Thalami EDINGERS.

4. Der markhaltige Tractus olfacto-habenularis medialis und lateralis (HERRICK) verbindet den Nucleus praeopticus mit dem Ganglion habenulae, enthält aber Fasern aus dem basalen Vorderhirnbündel, die teilweise dem Striatumanteil entstammen.

Unter den Fasern des Habenularsystems verläuft auch der ganz dem Zwischenhirn zugehörige Tractus habenulo-thalamicus (Taf. 24, Fig. 30).

b) Faserzüge zur Verbindung einzelner Teile des Vorderhirns.

Es können hierbei unterschieden werden kurze Fasern, die benachbarte Gebiete des Vorderhirns, und lange Fasern, die entferntere Abschnitte verbinden.

1. Kurze Fasern.

Im Lobus olfactorius hat BINDEWALD Riechfasern beschrieben, die alle der Formatio lobaris entstammen und in drei Richtungen verlaufen.

Die Radiatio olfactoria dorsalis verbindet die Formatio lobaris mit dem Nucleus olfactorius anterior. Sie ist dorsal gerichtet und strahlt, um den Ventrikel biegend, teilweise im breiten Bogen wieder ventralwärts in die medialen Abschnitte des Nucleus olfactorius anterior.

Die Radiatio olfactoria ventralis stammt aus den ventralen Teilen der Formatio lobaris, verläuft ventralwärts und teilt sich fächerförmig auf. Ein Teil der Faserzüge biegt um den Angulus ventralis des Ventrikels und strahlt aufsteigend in den Nucleus olfactorius anterior aus. Ein anderer Teil nimmt zunächst den gleichen Weg, um dann weiter kaudalwärts das mediale Vorderhirnbündel in der Gegend des Nucleus postolfactorius medialis zu erreichen. Ein weiterer Teil bleibt auf der lateralen Seite und gelangt in den Nucleus postolfactorius lateralis und in das laterale Vorderhirnbündel (Taf. 23, Fig. 24).

Die Radiatio olfactoria horizontalis kommt aus der Formatio lobaris. Ihre Fasern verlaufen horizontal um die Ventrikelspitze herum zum Nucleus olfactorius anterior (Taf. 24, Fig. 31).

Diese drei Riechstrahlungen sind gemischt, meist markhaltig.

Im Lobus hemisphaericus finden sich zahlreiche, diffus angeordnete, marklose, ab und an markhaltige Fasern, als Verbindungen der einzelnen Felder des Palliums untereinander, ferner der Area lateralis und des Striatum, des Primordium hippocampi und des Septums.

Aus dieser Fasermasse einzelne bestimmte Züge herauszuerkennen ist vorläufig noch nicht möglich.

2. Lange Fasern.

Aus den Endstätten der Radiatio olfactoria dorsalis nimmt der gemischte Tractus bulbo-„corticalis“ seinen Ursprung. Er verläuft im dorso-lateralen Teil der Hemisphäre kaudalwärts und verliert sich in der Area dorsalis Pallii. Es enthält tertiäre Olfactoriusfasern aus dem Nucleus olfactorius anterior.

Aus den Endstätten der Radiatio olfactoria ventralis entspringen marklose Fasern, die ihren Verlauf schräg aufwärts und kaudalwärts zum Primordium hippocampi nehmen. Auch hier handelt es sich um tertiäre Olfactoriusfasern aus dem Nucleus olf. ant.

Pedro Ramon hat sie als Fasciculus bulbo-occipitalis beschrieben. Kappers hat diesen Faserzug nicht wiederfinden können und erklärt ihn für unwahrscheinlich. Auch Bindewald konnte ihn bei Amblystoma nicht feststellen.

Auf Golgi-Bildern von Salamandra maculosa und Triton konnte ich ihn aber deutlich verfolgen. Allerdings sah ich ihn nicht bis zum Polus posterior verlaufen, sondern nur bis zum oralen Teil des Primordium hippocampi (Taf. 24, Fig. 32).

c) Kommissuren.

Für die Bahnen des Vorderhirns kommen drei Kommissuren in Betracht:

1. Die Commissura anterior,
2. die Commissura hippocampi seu Pallii,
3. die Commissura habenulae.

Die Commissura anterior liegt in der Lamina terminalis und besteht aus mehreren Komponenten. Sie läßt zwei Abschnitte erkennen, einen vorderen, der die kreuzenden Teile des lateralen Vorderhirnbündels enthält, und einen hinteren Abschnitt, der von den kreuzenden Fasern des medialen Vorderhirnbündels gebildet wird. Die Kreuzung des medialen Bündels besteht zum größten Teil aus sekundären Riechbahnen (Taf. 24, Fig. 27, 28 u. 31).

Die marklose Commissura hippocampi seu Pallii liegt ebenfalls in der Lamina terminalis und zwar dorsal von der Commissura anterior. Sie zerfällt in zwei Abschnitte, Commissura Pallii anterior und posterior Herrick. Nur die Commissura Pallii anterior verdient die Bezeichnung Commissura hippocampi und ist daher als echtes Psalterium aufzufassen. Sie verbindet tertiäre Riechzentren miteinander, die Areae mediales s. Primordia hippocampi der beiden Poli posteriores (Taf. 24, Fig. 28).

Die Commissura Pallii posterior enthält Fasern (unter Umständen, aber selten, sogar markhaltige), welche die Areae laterales der Poli posteriores miteinander verbinden. Da wir in diesen Areae laterales nicht sekundäre oder tertiäre Riechzentren, sondern den Beginn eines Neopalliums erblicken, fassen wir die Commissura

Pallii posterior als richtiges Corpus callosum im Sinne Edingers auf (Taf. 24, Fig. 29).

Hinter der Commissura Pallii posterior liegt eine weitere, von Bindewald zuerst beschriebene „X-Kommissur“, welche kreuzende Fasern enthält, die den Eminentiae Thalami entstammen sollen, also nicht mehr zum Vorderhirn gehören. Diese Kommissur tritt in Beziehung zum äußerst verwickelten Habenularsystem. Die von Herrick beschriebenen Fasern, die aus dem ventralen Teil des Polus posterior stammen, und die zu den Striae medullares, d. h. zum Habenularsystem ziehen, rechnen wir, falls sie vorher die Medianlinie überschreiten, zur „X-Kommissur“, wenn sie dagegen erst in der Commissura habenulae kreuzen, und das ist der größere Teil, sehen wir sie als integrierende Bestandteile dieser Commissura habenularis an, zu der die eigentliche Commissura hippocampi samt ihrem hinteren Abschnitt (Corpus callosum) in keinerlei Beziehungen steht.

Die Commissura habenularis liegt zwar ganz im Gebiet des Diencephalon, wird aber von Fasern des oben beschriebenen Tractus cortico-habenularis und olfacto-habenularis gebildet, so daß sie noch als Kommissur des Vorderhirns anzusehen ist (Taf. 24, Fig. 30).

Zusammenfassung.

1. Das Vorderhirn der Urodelen stellt eine besondere und scharf abgegrenzte Entwicklungsstufe in der Phylogenie des Großhirns dar.

Das Vorderhirn wahrt hier noch vollkommen den histologischen Bau des Medullarrohres, aus dem es sich herausdifferenziert hat. Die leitende Schicht liegt peripher vom zentralen Grau. Eine Rindenbildung ist nicht vorhanden. Die stützende Substanz wird in der Hauptsache durch die radiär verlaufenden, sich reichlich verästelnden Fasern des Ependyms gebildet.

Diese Stufe findet sich in der Großhirnontogenese aller höheren Vertebraten als gemeinsames Ausgangsstadium. In dieser Tatsache erblicken wir eine Bestätigung des biogenetischen Grundgesetzes.

2. Dem morphologischen Aufbau wie auch der histologischen Struktur nach zerfällt das Vorderhirn der Urodelen in drei Abschnitte, den Lobus olfactorius, die Pars subpallialis, das Pallium.

3. Der Lobus olfactorius besteht aus der lateralen Formatio

lobaris, dem Nucleus postolfactorius lateralis und dem — mehr medial gelegenen — Nucleus olfactorius anterior.

4. Die Pars subpallialis zerfällt in den lateral und ventral gelegenen Nucleus basalis, der bei manchen Arten eine Epistriatumbildung andeutet und in das medial zwischen Pallium und Nucleus basalis eingeschaltete Septum. Dies enthält oral den Nucleus postolfactorius medialis, weiter kaudal die Eminentia septalis mit den Cellulae septales, den Nucleus medialis und lateralis Septi, die Pars fimbrialis Septi.

5. Die histologische Struktur des Palliums zeigt außer dem Ventrikelependym:

a) Eine Basalschicht von Körnerzellen,
b) eine Schwärmschicht von Pyramiden, Körner und Tangentialzellen,
c) eine zellfreie oder zellarme Zonalschicht.

6. Das Pallium läßt auf Grund der Schichtungsverhältnisse drei verschiedene Felder erkennen, die wir als Primordialfelder bezeichnen:

a) Eine Area medialis seu Primordium hippocampi,
b) eine Area dorsalis,
c) eine Area lateralis.

Area medialis und dorsalis fassen wir als Archipallium, Area lateralis als Neopallium auf.

Eine Kommissur der Areae laterales, die den hinteren Abschnitt der Commissura Pallii bildet, ist daher als echtes Corpus callosum anzusehen.

7. In diesen Feldern erblicken wir Homologa der Rindenfelder höherer Vertebraten im Sinne Brodmanns.

8. Bei einzelnen Gattungen sind diese Felder verschiedentlich ausdifferenziert.

Unter den Salamandrinen am schärfsten bei Salamandra maculosa, am undeutlichsten bei Siredon pisciformis.

Literaturverzeichnis.

1880. Bellonci, Ricerche comparative sulla struttura dei centri nervosi dei Vertebrati. Roma.

1887. Ders., Sulle commissure cerebrali anteriori degli Anfibi e dei Rettili, Bologna.

1911. BINDEWALD, Eine Commissura intertrigemina im Amphibiengehirn. Anat. Anz., Bd. XL.
1914. Ders., Das Vorderhirn von Amblystoma mexicanum. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LXXXIV.
1909. BRODMANN, Vergleichende Lokalisationslehre der Großhirnrinde. Leipzig.
1891. BURCKHARDT, Untersuchungen am Hirn und Geruchsorgan von Triton und Ichtyophis. Zeitschr. f. wiss. Zool, Bd. LII.
1908. EDINGER, Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane des Menschen und der Tiere. Vergleichende Anatomie des Gehirns, Bd. II, 7. Aufl. Leipzig.
1897/99. GAUPP, ECKERS und WIEDERSHEIM, Anatomie des Frosches, 2. Abtlg. Braunschweig.
1897. VAN GEHUCHTEN, Le ganglion basal et la commissure habenulaire dans l'encéphale de la Salamandre. Bull. de l'acad. royale de Belgique, 3me Serie, Tome XXXIV.
1910. HERRICK, C. J., The morphology of the cerebral hemispheres in Amphibia. Anat. Anz., Vol. XXXVI.
1910. Ders., The morphology of the forebrain in Amphibia and Reptilia. Journ. of Comp. Neur. and Psychol., Vol. XX, Nr. 5.
1908. HIRSCH-TABOR, Über das Gehirn von Proteus anguineus. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LXXII.
1913. JOHNSTON, The morphology of the Septum, Hippocampus and pallial commissures in Reptils and Mammals. Journ. of comp. Neur., Vol. XXIII, Nr. 5.
1908. KAPPERS, Die Phylogenese des Rhinencephalon, des Corpus striatum und der Vorderhirnkommissuren. Fol. Neurob. 1.
1909. Ders., The phylogenesis of the palaeocortex and archicortex compared with the evolution of the visual neo-cortex. Arch. of Neur. and Psychiatry, Vol. IV.
1920. KUHLENBECK und v. DOMARUS, Zur Ontogenese des menschlichen Großhirns. Anat. Anz., Bd. LIII.
1853. LEYDIG, Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien. Berlin.
1879/82. MASON, Minute structure of the central nervous system of certain Reptiles and Batrachians of America. Newport.
1915. MAURER, Grundzüge der vergleichenden Gewebelehre. Leipzig.
1895. NEUMAYER, Die Großhirnrinde der niederen Vertebraten. Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morph. u. Physiol. München.
1888. OSBORN, A contribution to the internal structure of the Amphibian brain. Journ. of Morphology, Vol. II.
1890. OYARZUM, Über den feineren Bau des Vorderhirns der Amphibien. Arch. f. mikr. Anat., Vol. XXXV.
1896. RAMON, PEDRO, L'encéphale des Amphibiens, Bibl. Anat., Vol. IV.
1909. RAMON, S.-Y CAJAL, Histologie du système nerveux de l'homme et des vertebrès. Paris.
1893. RETZIUS, Studien über Ependym und Neuroglia. Biol. Unters., N. F., Bd. V.

1911. Röthig, Beiträge zum Studium des Zentralnervensystems der Wirbeltiere. Nr. 3: Zur Phylogenese des Hypothalamus. Fol. Neurob., Vol. V.
1911. Ders., Zellanordnungen und Faserzüge im Vorderhirn von Siren lacertina. Abh. d. Kgl. Akad. d. Wiss., Anhang. Berlin.
1912. Ders., Beiträge zum Studium usw., Nr. 5. Die Zellanordnungen im Vorderhirn der Amphibien mit besonderer Berücksichtigung der Septumkerne und ihr Vergleich mit den Verhältnissen bei Testudo und Lacerta. Verhandelingen d. Kon. Akad. van Wetenschappen te Amsterdam. Twede Sektie, Deel 17, Nr. 1.
1903. Rubaschkin, Zur Morphologie des Gehirnes der Amphibien. Arch. f. mikr. Anat., Vol. XLII.
1870. Stieda, Studien über das Zentralnervensystem der Wirbeltiere. Leipzig.
1875. Ders., Über den Bau des zentralen Nervensystems der Amphibien und Reptilien. Leipzig.
1875. Ders., Über den Bau des Zentralnervensystems des Axolotl. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXV.
1908. Snessarew, Über die Nervenfasern im Rhinencephalon beim Frosch. Journ. f. Psych. u. Neur., Bd. XIII.

Tafelerklärungen.

Taf. 21.

Fig. 1. Äußere Ansicht eines Urodelengehirnes (Salamandra maculosa). Dorsalseite.

d = Diencephalon.
e = Epiphysis.
f = Fovea limbica (unkonstant).
h = Lobus hemisphaericus.
k = Kleinhirn.
l = Lobus olfactorius.
m = Medulla oblongata.
n = Paraphysis.
o = Nervus olfactorius.
p = Polus posterior.
t = Tectum opticum.

Fig. 2. Querschnitt durch den Lobus hemisphaericus.

dl = Pars dorso-lateralis.
dm = Pars dorso-medialis.
p = Pars pallialis.
s = Pars subpallialis.
se = Septum.
vl = Pars ventro-lateralis.
vm = Pars ventro-medialis.

Fig. 3. Längsschnitt durch das Vorderhirn (Salamandra).

a = Aula.
h = Lobus hemisphaericus.
l = Lobus olfactorius.
m = Foramen Monroi.
r.l.f. = Recessus latero-frontalis ventriculi Lob. olf.
r.m.c. = Recessus medio-caudalis " " "
r.m.f. = Recessus medio-frontalis " " "
t = Thalamus.

Fig. 4. Schematischer Längsschnitt durch ein Urodelenvorderhirn in der Medianlinie. Sulci des Diencephalon nach C. J. HERRICK.

a = Commissura ant.
c = Chiasma opticum.
cp = Commissura posterior.
e = Epiphysis.
h = Commissura habenularis.
i = Infundibulum.
m = Foramen Monroi.
n = Lamina supraneuroporica.
o = Recessus praeopticus.
p = Paraphysis.
pl = Plexus chorioides.
r = Recessus neuroporicus.
sd = Sulcus diencephalicus dorsalis.
sl = Sulcus limitans.
sm = Sulcus diencephalicus medius.
sv = Sulcus diencephalicus ventralis.
t = Lamina terminalis.
v = Velum transversum.

Fig. 5. Ependym, Mooszelle und Astrocyt. (Nach mehreren GOLGI-Bildern kombiniert.)

Fig. 6. Hellkernige, dunkelkernige Ganglienzellen und Ependym (Cresylviolett).

Fig. 7. Formatio lobaris.

1. Fila olfactoria } Formatio bulbaris.
2. Zona glomerulosa } Formatio bulbaris.
3. Zona molecularis.
4. Zona mitralis.
5. Zona granularis.

c.b.d. = Cellulae bulbares dorsales } Nucleus olfactorius anterior.
c.b.m. = Cellulae bulbares mediales } Nucleus olfactorius anterior.
c.b.v. = Cellulae bulbares ventrales } Nucleus olfactorius anterior.

Fig. 8. Die Schichtungsverhältnisse des Urodelenpalliums.

a) GOLGI-Bild (kombiniert).
b) Cresylviolett.

g = Kapillargefäß.

Fig. 9. Die Regionen des Urodelenvorderhirns. Mediale Seite (die punktierte Linie stellt die Umrisse des Seitenventrikels dar).

a = Nucleus olfactorius anterior.
al = Area lateralis Pallii.
b = Nucleus basalis.
d = Area dorsalis Pallii.
e = Epistriatum.
l = Formatio lobaris.
m = Area medialis Pallii.
pl = Nucleus postolfactorius lateralis.
pm = Nucleus postolfactorius medialis.
s = Septum.

Fig. 10. Die Regionen des Urodelenvorderhirns. Laterale Seite (Erklärungen s. unter Fig. 9).

Taf. 22.

Fig. 11. Schnitt durch den Lobus hemisphaericus von Salamandra maculosa am oralen Beginn des Nucleus postolfactorius lateralis.

Erklärung der bei den Serienschnitten (Fig. 11—23) verwendeten Bezeichnungen:

b = Nucleus basalis.
c = Cellulae superficiales.
ch = Plexus chorioides.
cs = Cellulae septales.
d = Area dorsalis Pallii.
e = Epistriatum.
em = Eminentia thalami.
l = Area lateralis Pallii.
m = Area medialis Pallii (Primordium hippocampi).
md = Area medialis Pallii, Portio dorsalis.
mv = Area medialis Pallii, Portio ventralis.
nl = Nucleus lateralis Septi.
nm = Nucleus medialis Septi.
o = Nucleus praeopticus.
p = Paraphysis, bzw. Plexus chorioides.
pf = Pars fimbrialis Septi.
pl = Nucleus postolfactorius lateralis.
r = Recessus praeopticus.
s = Septum, Eminentia septalis, Nucleus postolfactorius medialis.
se = Septum ependymale.
t = Lamina terminalis.
th = Thalamus.

Fig. 12. Schnitt durch den Lobus hemisphaericus von Salamandra am kaudalen Ende des Nucleus postolfactorius lateralis.

Fig. 13. Schnitt durch den Lobus hem. von Salamandra im mittleren Abschnitt des Vorderhirns.

Fig. 14. Schnitt durch den Lobus hem. von Salamandra in Höhe der Lamina terminalis.

Fig. 15. Schnitt in Höhe des kaudalen Abschnittes des Nucleus postolfactorius lateralis von Triton vulgaris.

Fig. 16. Schnitt im mittleren Teil der Hemisphäre von Triton.

Fig. 17. Schnitt dicht oral des Foramen Monroi und des Septum ependymale von Triton.

Fig. 18. Schnitt in Höhe der Lamina terminalis von Triton.

Taf. 23.

Fig. 19. Schnitt durch den Polus posterior von Triton.

Fig. 20. Schnitt durch die Mitte des Nucleus postolfactorius lateralis von Siredon pisciformis.

Fig. 21. Schnitt durch die Hemisphärenmitte von Siredon.

Fig. 22. Schnitt in Höhe der Lamina terminalis von Siredon.

Fig. 23. Schnitt in der Nähe des Polus posterior von Siredon.
z = Zellstrang, der das Grau des Thalamus mit dem kaudalen Ende des Nucleus basalis verbindet.

Fig. 24. Faserzüge im Lobus olfactorius. Mit Ausnahme von Fig. 31 (Salamandra maculosa) sind die Abbildungen der Faserzüge nach Golgi- und Cajal-Bildern von Triton cristatus kombiniert.
bc = Ursprung des Tractus bulbo-corticalis.
lv = Ursprung des lateralen Vorderhirnbündels.
mv = Ursprung des medialen Vorderhirnbündels.
rd = Radiatio olfactoria dorsalis.
rv = Radiatio olfactoria ventralis.

Fig. 25. Faserzüge des Lobus hemisphaericus (oral).
bc = Tractus bulbo-corticalis.
lc = Laterales Vorderhirnbündel.
mv = Mediales Vorderhirnbündel.

Fig. 26. Faserzüge des Lobus hemisphaericus.

Taf. 24.

Fig. 27. Kreuzungen des lateralen und medialen Vorderhirnbündels in der Lamina terminalis (Commissura anterior).

Fig. 28. Commissura Pallii anterior (*cp*), die echte Commissura hippocampi oder Psalterium, in der Lamina terminalis, dorsal der Commissura anterior.

Fig. 29. Commissura Pallii posterior (*cp*), verbindet als Corpus callosum die neopallialen Areae laterales. Dorsal der hinterste Abschnitt der Commissura hippocampi (Psalterium).

Fig. 30. Das Habenularsystem.
ch = Tractus cortico-habenularis (med. u. lat.).
ch' = Commissura habenularis.
ct = Tractus cortico-thalamicus (med. u. lat.).
lv = Laterales Vorderhirnbündel.
mv = Mediales Vorderhirnbündel.
oh = Tractus olfacto-habenularis.
st = Stria medullaris oder Taenia Thalami.
sd, sl, sm, sv = Sulci des Diencephalon, s. Fig. 4.

Fig. 31. Längsschnitt durch den basalen Teil des Vorderhirns von Salamandra maculosa.

ca = Commissura anterior.
lv = Einzelne Fasern des lateralen Vorderhirnbündels.
mv = Mediales Vorderhirnbündel.
rh = Radiatio olfactoria horizontalis.
rv = Radiatio olfactoria ventralis.

Fig. 32. Sagittalschnitt der medialen Hemisphärenwand.

bo = aufsteigende Teile der Radiatio olf. ventralis, „Tr. bulbo-occipitalis“ P. Ramons.
mv = Mediales Vorderhirnbündel.
rd = Radiatio olfactoria dorsalis.
rh = Radiatio olfactoria horizontalis.
rv = Radiatio olfactoria ventralis.

Fig. 33. Orientierungsskizze zu der vorgeführten Faserzugsserie.

Über kernlose rote Blutkörperchen bei Amphibien.

Von

cand. med. **Werner Beyer.**

(Aus dem anatomischen Institut der Universität Jena.)

Mit Tafel 25.

In der Anatomischen Gesellschaft zu Jena hat Herr Professor Maurer kürzlich zwei Präparate vom Blute einer jungen Salamandra maculosa demonstriert, in denen er kernlose rote Blutkörperchen gefunden hatte, und in den Sitzungsberichten (1920, 29. Versammlung) ist jetzt die darauf bezügliche Notiz erschienen. In seinem Auftrage und auf seine Anregung hin, für die ich gleich an dieser Stelle meinen ergebensten Dank aussprechen möchte, habe ich diese Erscheinung näher untersucht und im einzelnen an verschiedenen Tierklassen geprüft.

Im folgenden sollen die Ergebnisse dieser Untersuchungen eingehend besprochen werden.

Untersuchungsmaterial.

Zu den hier vorliegenden Untersuchungen habe ich nicht nur Amphibien verwendet, sondern auch Reptilien und einige Vögel. Von Amphibien kommen in Betracht: Rana esculenta, Rana temporaria, Rana agilis, Bufo vulgaris, Bufo viridis, Hyla arborea, Bombinator pachypus, Salamandra maculosa, Triton cristatus, Triton taeniatus, Triton alpestris, von Reptilien: Lacerta agilis, Lacerta vivipara, Anguis fragilis, Tropidonotus natrix, von Vögeln: Gans, Huhn, Taube.

Sämtliche Tiere sind frisch gefangen zur Verarbeitung gekommen. Ferner habe ich, wo es irgend möglich war, die verschiedensten Lebensalter und Lebensbedingungen zu berücksichtigen versucht, so sind z. B. bei Tritonen und Salamandra, die für die vorliegende Arbeit von besonderer Wichtigkeit sind, einerseits

sowohl alle Lebensalter von der noch relativ jungen Larve bis zum ausgewachsenen Tier untersucht worden, andererseits aber auch von Juni bis Oktober in jedem Monate einige Exemplare gefangen worden, im Wasser, auf dem Lande; drei Tritonen fand ich im August mitten im Walde unter einem Baumstamm, so weit von Gewässern irgendwelcher Art entfernt, daß wohl anzunehmen ist, daß sie im vorhergehenden Herbst und Frühling gar nicht im Wasser waren. Auch von Salamandra, Bufo und Rana sind die verschiedensten Lebensalter untersucht worden. Leider war es mir nicht möglich, seltenere Amphibien, wie z. B. Proteus, lebend zu erhalten und noch weniger natürlich ausländische, doch ist kaum zu erwarten, daß nach den erhaltenen Resultaten von anderen Arten noch prinzipiell neues zu erfahren sei.

Untersuchungsmethoden.

Neben dem Nativpräparat, bei dem unverdünntes oder mit physiologischer Kochsalzlösung oder HAYEMscher Lösung leicht verdünntes, frisch entnommenes Blut zur Untersuchung kam, habe ich meistens Abstrichpräparate verwendet, die mit großer Sorgfalt angefertigt werden müssen, um eine Beschädigung des Blutes zu vermeiden. Die besten Resultate erhält man auf folgende Weise: ein gut in Alkohol gereinigter und vollkommen trockener Objektträger wird auf den Tisch gelegt. An die schmale Kante eines anderen, geschliffenen, kommt ein Tröpfchen Blut. Nun wird letzterer so auf den ersteren aufgesetzt, daß zwischen beiden Gläsern ein spitzer Winkel entsteht, in dem sich das Bluttröpfchen ausbreiten kann. Mit dem Finger den geschliffenen Objektträger von unten her unterstützend, schiebt man ihn jetzt langsam nach vorn. Auf diese Weise ist ein Druck ausgeschlossen und das Blut kann sich ohne Insulte gleichmäßig ausbreiten. Dasselbe kann man mit einiger Übung auch bei Deckgläsern machen. Die Ausstriche wurden, sobald sie lufttrocken waren, in konzentriertem Methylalkohol fixiert und sodann gefärbt. Als sehr zweckmäßige Färbung für unseren Zweck hat sich die einfache Methylenblaufärbung erwiesen. Dann wurde vornehmlich die Hämatoxylin-Eosinfärbung angewandt. GIEMSA und MAY-GRÜNWALD-Färbung eignen sich gerade für den vorliegenden Zweck weniger, sie sind mehr für Leukozyten angebracht.

Über die Technik der Blutentnahme sei kurz folgendes gesagt: Nach vorhergehender kurzer Äthernarkose wird das Tier in

Rückenlage aufgespannt und dann zunächst die Haut über der vorderen Brustwand zertrennt und möglichst weit zurückgesteckt, da ihre Sekrete infolge gerinnungsfördernder Eigenschaften störend wirken könnnten. Sodann wird der Herzbeutel freigelegt und eröffnet und schließlich das Herz durch einen kleinen Scherenschlag geteilt. Das ausströmende Blut füllt sofort die Höhlung des Herzbeutels und kann nun leicht und vollständig ungeschädigt mit einem Glasstab oder einer feinen Pipette entnommen werden. Bei ganz kleinen Tieren und Larven habe ich es wohl auch mit einem feinen weichen Pinselchen entnommen und so direkt auf das Deckgläschen übertragen.

Die fixierten und gefärbten Präparate wurden mit Ölimmersion untersucht.

Untersuchungsergebnisse bei Amphibien.

Fangen wir mit der Betrachtung des Tritonenblutes an, so begegnen wir sofort, und zwar gar nicht so selten, kernlosen roten Blutkörperchen. Meistens sehen wir diese genau so gebildet wie die kernhaltigen und in nichts von diesen unterschieden als eben durch das Fehlen des Kernes. Sie besitzen genau dieselbe Größe und Gestalt, sind in derselben Stärke tingiert wie jene, und Ränder wie Oberfläche weisen keinerlei Spuren einer Verletzung auf (Taf. 25, Fig. 1). Ihre Verteilung zwischen den kernhaltigen ist gewöhnlich recht regelmäßig, bisweilen sind aber an gewissen Stellen mehr kernlose nachweisbar als an anderen. So fiel mir im Anfang auf, daß oft an den Rändern des Präparates deren mehr gefunden werden konnten als in der Mitte. Die Ränder der Präparate sind nun gewöhnlich irgendwie insultiert, es haben häufig Zerquetschungen der Blutkörperchen stattgefunden, wofür auch die häufig dort vorhandenen ausgequetschten Kerne und zerstörten Zellen sprechen, und wenn wir nun die dort so häufig auftretenden kernlosen Erythrozyten genauer untersuchen, so finden wir stets Zeichen stattgehabter Insulte. Die Ränder sind verletzt, die Tingierung ist erheblich schwächer als bei normalen, Form und Größe sind sehr verschieden. Vor allem sieht man häufig große, blaßgefärbte oder nur einseitig und unregelmäßig gefärbte kernlose Erythrozyten an solchen Stellen, und es liegt auf der Hand, daß es sich in derartigen Fällen um Artefakte handelt. Die vorher erwähnten Zellen sind jedoch deutlich von diesen unterscheidbar. Ich werde außerdem später noch die Gründe näher erörtern, die

die Annahme bestätigen, daß wir es hier mit einer echten Kernlosigkeit zu tun haben.

Neben diesen in Form und Größe den kernhaltigen völlig gleichenden kernlosen Erythrozyten findet sich auch noch eine andere Art. Das sind kernlose Elemente, die gewöhnlich kleiner sind als die vorigen und sich außerdem der runden Form mehr nähern, oftmals sind sie auch deutlich intensiver tingiert und doch, da sie mitten zwischen völlig unverletzten Zellen liegen und auch sonst keinerlei Anzeichen einer Insultierung aufweisen, erwecken sie keineswegs den Eindruck von Kunstprodukten oder zerstörten Zellen (Taf. 25, Fig. 2). Sie sind es auch nicht, wie wir bald hören werden, sondern nur ihr Entstehungsmodus scheint ein anderer zu sein. Ich möchte die zuerst erwähnten Formen der bequemeren Ausdrucksweise halber als „echte" kernlose Erythrozyten bezeichnen. Auf die zweite Art werde ich später zu sprechen kommen. Jetzt sollen erst einmal die näheren Untersuchungsergebnisse bei Tritonen besprochen werden.

Die Menge der vorkommenden kernlosen roten Blutkörperchen ist bei den einzelnen Tritonenspezies durchaus nicht gleich. Am wenigsten häufig finden wir sie bei Triton cristatus, doch ist die Verteilung bei den verschiedenen Individuen eine ganz gleiche. Das gilt übrigens auch von allen später zu erwähnenden Gattungen und Arten, die Ergebnisse der Untersuchungen bei den verschiedenen Individuen sind absolut übereinstimmend. Ich habe den cristatus in allen Lebensaltern untersucht, doch scheinen diese keinen Einfluß auf die Häufigkeit der kernlosen Erythrozyten zu haben, sie treten vielmehr zu allen Zeiten in ziemlich gleicher Menge auf. Auch der Einfluß der Jahreszeiten und der verschiedenartigen Lebensverhältnisse scheint sich hier nicht geltend zu machen. Freilich fehlen mir hier, wie auch bei allen anderen Arten, Erfahrungen über die Beschaffenheit des Blutes während des Winterschlafes. Auch ein Einfluß des Geschlechtes oder des Ernährungszustandes, der stets Berücksichtigung fand, ist nicht erkennbar. Stellenweise, doch sehr selten, fand ich beim Triton cristatus ein kernloses rotes Blutkörperchen, das in seiner Form insofern von den „echten" abwich, als es an einem Pol spitz ausgezogen war, also Birnenform hatte, und auch etwas kleiner war als jene. Ob es sich hier um ein Kunstprodukt oder um die zweite Art von kernlosen Erythrozyten handelt, mag vorläufig dahingestellt bleiben. Ferner beobachtete ich vereinzelt eine kleine

runde Form, die, durchaus unverletzt, nicht den Eindruck eines Artefaktes machte.

Entschieden häufiger treten kernlose Erythrozyten auf bei Triton taeniatus und Triton alpestris. Große Unterschiede zwischen beiden Arten sind nicht vorhanden, die Häufigkeit ist bei beiden ungefähr gleich. Eher noch könnte man behaupten, daß sie bei alpestris etwas größer wäre als bei taeniatus. Man braucht hier gar nicht so lange zu suchen, um auf tadellose, unbedingt echte kernlose Erythrozyten zu stoßen. Sie unterscheiden sich in nichts von den vorher beschriebenen des Triton cristatus, aber gerade hier, wie auch dann bei Salamandra maculosa, muß man vorsichtig in der Beurteilung sein, wenn das Präparat nicht tadellos und einwandfrei ist, denn die oben beschriebenen lädierten und halb zerstörten Formen mit ausgetretenen Kernen und ganz blaß tingiertem Plasma, häufig von unwahrscheinlicher Größe, sind gerade bei Triton alpestris und taeniatus an schlechten Präparaten oder insultierten Stellen nicht selten. Für die Beurteilung der Anzahl sind natürlich nur die vollständig unverletzten und einwandfrei echten Formen berücksichtigt worden. Auch birnenförmige, kleine runde oder mehr länglich ovale Formen sind hier wie bei cristatus vorhanden. Beeinflussung der Häufigkeit durch die vorher schon erwähnten Faktoren: Geschlecht, Alter, Ernährungszustand, Jahreszeit und Lebensbedingungen konnte ich auch hier nicht feststellen. Hier, wie auch bei vielen folgenden, habe ich ferner das Blut nicht allein aus dem Herzen, sondern aus verschiedenen Gefäßgebieten entnommen. So z. B. aus der Leber und den Extremitätengefäßen (Vena portae, Art. brachialis). Aber auch das scheint völlig bedeutungslos für das Auftreten der kernlosen Erythrozyten zu sein.

Sehr ähnlich wie bei den Tritonen liegen die Verhältnisse bei Salamandra maculosa (Taf. 25, Fig. 3 u. 4), wo meine Ergebnisse sich ganz und gar mit denen des Herrn Professor Maurer decken. Bereits eine 4 cm lange Larve, die Ende Juni gefangen wurde, wies eine relativ reichliche Menge kernloser Erythrozyten auf, die vollkommen die Form, Größe und Färbbarkeit der kernhaltigen zeigten. Eine andere zur gleichen Zeit gefangene Larve wurde im Aquarium aufbewahrt und Mitte Juli nach eben überstandener Metamorphose untersucht: Es boten sich die gleichen Verhältnisse. Eine etwa halb erwachsene Salamandra, die gerade während der Häutung zur Untersuchung kam, und voll erwachsene boten nichts Überraschendes. Bei allen eine etwa gleichhäufige Anzahl der

kernlosen roten Blutkörperchen ohne Unterschied des Geschlechts oder sonstiger Eigenschaften. Neben den echten und typischen Formen wieder die anderen oben beschriebenen kleinen rundlichen und teilweise auch die künstlich entstandenen großen blassen und verletzten Zellen.

Nun habe ich auch versucht, die Menge der kernlosen Erythrozyten bei den bisher besprochenen Spezies zahlenmäßig festzustellen. Das stößt natürlich auf erhebliche Schwierigkeiten, und die erhaltenen Werte sollen keinen Anspruch auf absolute Genauigkeit machen, sondern nur eine ungefähre Vorstellung geben. Immerhin sind sie durch ihre Übereinstimmung bei den verschiedensten Zählungen zu diesem Zwecke wohl geeignet und annehmbar. In der Zählkammer ließ sich die Zählung nicht durchführen, weil man infolge der Größe der Urodelenblutkörperchen viel zu wenig Zellen im Zählnetz hat. Ich bin also so vorgegangen wie bei der prozentualen Feststellung der verschiedenen Leukozytenarten im menschlichen Blute, d. h. ich habe bei möglichst starker Vergrößerung, um nicht zu viel Zellen im Gesichtsfeld zu haben, einige Tausend rote Blutkörperchen Gesichtsfeld für Gesichtsfeld durchgezählt, die kernlosen dabei angemerkt und schließlich mit der Zahl dieser dividiert. So erhielt ich bei fünf Zählungen für Triton cristatus (natürlich an verschiedenen Individuen) stets durchschnittlich auf mehrere Tausend kernhaltige ein kernloses (ca. 5 bis 10 000). Bei Triton alpestris an verschiedenen Zählungen auf 300—500 kernhaltige ein kernloses, bei Triton taeniatus auch auf ca. 400—500 kernhaltige ein kernloses. Selbstverständlich findet man stellenweise auch andere Resultate, so kommen Stellen, wo man schon ein Verhältnis von 200 : 1 findet, andere wieder von 1000 : 1, aber im allgemeinen stimmen doch die Resultate ziemlich überein. Verschiedene Erythrozytenzählungen bei Triton cristatus ergaben ebenfalls mit guter Übereinstimmung 180 000—200 000 Erythrozyten im Kubikmillimeter Blut. Berechnet man danach die absolute Zahl der kernlosen, so kämen bei cristatus ungefähr 20—30 kernlose Erythrozyten auf den Kubikmillimeter Blut.

Zusammenfassend können wir also bemerken, daß bei allen urodelen Amphibien kernlose rote Blutkörperchen, der echten sowohl wie einer anderen Form, in ziemlich konstanter Anzahl auftreten.

Grundsätzlich anders liegen die Verhältnisse bei den Anuren. Bei den Fröschen finden wir gewöhnlich keinerlei Andeutung einer

Kernlosigkeit, auch an verletzten und zerquetschten Stellen des Präparates habe ich nie kernlose Blutkörperchen der Art gesehen, wie ich sie im vorigen als zweifellose Kunstprodukte beschrieben habe. Aber schon bei den Kröten fällt sofort eine merkwürdige Bildung auf. Man sieht hier gar nicht allzu selten kernlose Teile, die in Form und Größe etwa den menschlichen Erythrozyten entsprechen, d. h. also, sie sind einmal bedeutend kleiner als das kernhaltige, normale Butkörperchen und besitzen runde Form, sind jedoch vollständig unverletzt, mit zirkelrundem, glattem Rande und machen in keiner Weise den Eindruck von Artefakten. Geht man dieser Erscheinung näher nach, so findet man bald kernhaltige Blutkörperchen, die biskuitförmig eingeschnürt sind, wobei der eine Teil den Kern enthält, der andere nur aus hämoglobinreichem Protoplasma besteht. Diese Einschnürung schreitet bald weiter fort. Wir treffen auf Bilder, wo beide Teile nur noch mit einem dünnen Fädchen zusammenhängen, und schließlich sieht man, wie das abgeschnürte Stück, das sich vollkommen abgerundet hat, neben dem größeren kernhaltigen Stück liegt, das nun auch seinerseits nicht den Eindruck macht, als würde es durch den Prozeß der Abschnürung zerstört, es sieht vielmehr auch ganz unverletzt aus, nur eben kleiner und häufig sich mehr der runden Form nähernd als vorher (Taf. 25, Fig. 5). Auf diesen Vorgang weist schon Engel (1906) in einer Arbeit „Über kernhaltige rote Blutkörperchen und deren Entwicklung“ hin. Dort heißt es nämlich:

„Bei jungen Embryonen habe ich noch eine zweite Art der Entstehung kernloser roter Blutkörperchen beobachten können. Namentlich bei jungen Embryonen von Mäusen und Schweinen sowie beim bebrüteten Hühnchen um den 8. Tag der Bebrütung herum, ferner bei jungen Froschlarven habe ich häufig eigentümlich aussehende Blutkörperchen beobachten können, die, von anderen, ganz normalen Zellen umgeben, jeden Gedanken an Kunstprodukte von vornherein ausschließen ließen. In derartigen Präparaten findet man — in ähnlicher Weise wie nach Ehrlich die Schizozyten durch Abschnürung von kernlosen roten Blutkörperchen entstehen —, daß sich von der hämoglobinreichen, kleinkörnigen, embryonalen Blutzelle (die ich seinerzeit als Metrozyt zweiter Generation bezeichnet habe) ein kernloser Teil abschnürt. Im Blute niederer Wirbeltiere dieses Entwicklungsstadiums findet man dann kernlose rote Blutkörperchen, die jedoch bald aus dem Blute verschwinden.“

Diese letztere Bemerkung trifft, wie wir sehen werden, nicht überall zu, die kernlosen Teile erhalten sich vielmehr, oder entstehen noch fortwährend auch im Blute des erwachsenen Tieres. Sie sind ferner, wie wir aus der speziellen Betrachtung der Untersuchungsergebnisse bei den Anuren sehen werden, höchstwahrscheinlich identisch mit den schon so verschiedentlich erwähnten Formen bei den Urodelen, die ich den echten kernlosen Erythrozyten gegenübergestellt habe und die ich jetzt als „Schnürformen" bezeichnen möchte. Die gleiche Erscheinung, nämlich das Auftreten kernloser roter Blutkörperchen bei Kaulquappen vom Frosch, erwähnt übrigens ENGEL noch in einer anderen Arbeit (1915): „Die Gesetzmäßigkeit in der Aufeinanderfolge der Erythrozyten."

Doch beginnen wir gleich mit der speziellen Besprechung der Untersuchungsergebnisse bei den Anuren, und zwar soll die Rana esculenta den Anfang machen. Wie schon vorhin erwähnt, sind hier keinerlei Spuren einer Kernlosigkeit zu treffen, weder ausgebildete Schnürformen, noch überhaupt Andeutungen einer Einschnürung kernhaltiger Erythrozyten. Die Bildung solcher Formen scheint sich lediglich auf den Kaulquappenzustand zu beschränken, auch Geschlecht, Alter und sonstige Einflüsse sind ohne Bedeutung. Rana temporaria zeigt uns die gleichen Verhältnisse, wenigstens bei ganz alten Tieren. Doch konnte ich schon hier, wie dann vor allen Dingen auch bei Rana agilis, wenn es sich um halb erwachsene oder ganz junge Exemplare handelte, stellenweise einzelne Schnürformen nachweisen. Es sei allerdings bemerkt, daß sie nur selten auftreten, und dann sind die abgeschnürten kernlosen Stücke stets ganz erheblich kleiner als das übrigbleibende kernhaltige Stück. Doch gelingt es auch schon hier, den ganzen Vorgang der Abschnürung in aufeinanderfolgenden Bildern zu beobachten. Verfolgen wir den Vorgang jetzt weiter bei den Kröten. Ich habe Exemplare von Bufo vulgaris und Bufo viridis (variabilis) in allen Lebensaltern nach der Metamorphose untersucht und die Schnürformen mit auffallender Regelmäßigkeit angetroffen. Die abgeschnürten Stücke sind meistens absolut rund, stets aber ganz unverletzt und deutlich als Produkte einer normalen Entwicklung erkennbar. Sie sind auch immer bedeutend kleiner als das kernhaltige Stück, jedoch fällt ohne weiteres auf, daß sie schon größer sind als die vorher bei Rana agilis beschriebenen. Häufig findet man sie auch etwas stärker tingiert als das normale Blutkörperchen. Ihre Häufigkeit im Vergleich zur Rana agilis ist entschieden größer, doch sind sie, absolut

genommen, immer noch sehr selten, so daß auf viele Tausend von kernhaltigen normalen Erythrozyten erst eine kernlose Form kommt, auch sind diese dann nicht immer schon definitiv abgeschnürt, sondern befinden sich teilweise in einem mehr oder weniger fortgeschrittenen Stadium dieses Prozesses. Während also bei Rana agilis und temporaria das Alter des Tieres noch von gewissem Einfluß zu sein scheint, ist mir das bei den Bufonen nicht aufgefallen. Irgendwelche anderen Einflüsse, wie auch stellenweise Insultierungen des Präparates, machen sich im Hinblick auf die Bildung kernloser Erythrozyten nicht geltend. Einige Präparate von Hyla arborea zeigten nichts Auffallendes, sie boten vielmehr die gleichen Verhältnisse wie bei Rana esculenta, d. h. eine Kernlosigkeit konnte in keiner Form nachgewiesen werden. Da auch hier verschiedene Lebensalter untersucht wurden, kann dieser Einfluß ebenfalls als nicht bestimmend angesehen werden.

Recht interessant waren dagegen die Ergebnisse bei den Unken. Ich habe leider nur einige Exemplare der Gattung Bombinator pachypus bekommen können, doch waren diese verschieden alt und lassen durch ihre Übereinstimmung den Schluß zu, daß bei Bombinator igneus keine prinzipiell anderen Verhältnisse vorliegen. Hier sah ich nämlich die kernlosen Schnürformen in erheblich größerer Anzahl auftreten als bei den vorher beschriebenen Arten, auch boten sie äußerlich, wie wir gleich sehen werden, einen anderen Anblick dar wie die vorigen. Vor allen Dingen fällt auf, daß sie in ihrer Größe jenen gegenüber variieren. Sind bei Bufo und noch viel mehr bei Rana agilis und temporaria die abgeschnürten kernlosen Stücke stets kleiner als das kernhaltige Stück, so ist es hier häufig umgekehrt. Oftmals sehen wir nämlich neben dem kernlosen Stück, oder von diesem noch nicht vollständig getrennt, das kernhaltige, das nur aus dem Kern und einem ihn umgebenden schmalen Protoplasmasaume besteht. Ja, dieser Protoplasmasaum kann so schmal werden, daß er kaum noch sichtbar ist, und dann erweckt es den Eindruck, als ob der Kern ganz rein als solcher in toto ausgestoßen worden wäre (Taf. 25, Fig. 6). Die kernlosen Stücke variieren nun entsprechend ihrer Größe auch in der Form, indem sie sich nicht mehr streng an die runde halten, sondern sich der ovalen wieder mehr und mehr nähern, ja diese bisweilen so vollkommen erreichen, daß man glaubt, ein echtes kernloses rotes Blutkörperchen vor sich zu haben. Ob dies letztere wirklich der Fall sein sollte, möchte ich nicht mit Sicherheit behaupten. Wir finden vereinzelt Stellen,

wo die Vermutung naheliegt, da trifft man denn ab und zu auf ein kernloses rotes Blutkörperchen, das den kernhaltigen in Form und Größe ganz zu gleichen scheint, Ränder und Flächen sind völlig unverletzt, und es macht im ganzen durchaus den Eindruck wie die kernlosen Erythrozyten der Tritonen und Salamander. Aber diese Formen sind doch sehr selten. Viel häufiger sieht man die vorher beschriebenen. Es soll nun aber nicht gesagt sein, daß alle Schnürformen in ihrem kernlosen Stück größer wären als in ihrem kernhaltigen. Man findet eben auch kleinere, die ganz die runde Form der bei den Kröten beschriebenen haben und bisweilen auch eine verstärkte Tingierung zeigen. Daß alle diese kernlosen Erythrozyten durch Schnürungen entstanden sind, erhellt daraus, daß man gerade hier bei den Unken sehr schön und gar nicht selten die kontinuierlichen Reihen von der leichten Einbuchtung des normalen Erythrozyten bis zur vollendeten Abschnürung ohne Schwierigkeiten verfolgen kann. Das Auftreten der kernlosen Formen bei Bombinator ist so regelmäßig und gleichartig, daß sich schon von vornherein vermuten läßt, daß irgendwelche äußeren Einflüsse, wie Alter, Lebensbedingungen usw. nicht bestimmend wirken können. Und das trifft nach meinen Untersuchungen auch zu.

Zusammenfassend kann also bemerkt werden, daß auch bei den Anuren kernlose rote Blutkörperchen auftreten, jedoch nur mit Einschränkungen, indem bei Rana esculenta und Hyla arborea nach der Metamorphose keinerlei Spuren einer Kernlosigkeit nachweisbar waren, bei allen übrigen Arten in wechselnder Zahl und Größe nur die durch Abschnürung entstandenen Formen.

Untersuchungsergebnisse bei Reptilien und Vögeln.

Es bliebe nun noch übrig, kurz auf die Ergebnisse der Untersuchungen an Reptilien und Vögeln hinzuweisen. Von Reptilien habe ich vor allem einige Exemplare von Lacerta agilis und Lacerta vivipara in verschiedenen Lebensaltern untersucht, aber bei beiden Arten war nicht die geringste Andeutung einer Kernlosigkeit zu sehen. Es entstanden auch nirgends an zufällig oder absichtlich beschädigten Stellen des Präparates Gebilde, die wie bei Salamandra und Triton den kernlosen Erythrozyten ähnlich wären. Auch die Vermutung, daß Schnürformen oder auch nur die Andeutung einer Einschnürung vorhanden wären, erwies sich als hinfällig. Dasselbe mußte ich auch bei Tropidonotus natrix und Anguis fragilis erkennen.

Ebenso fand ich alles bei Vögeln. Es liegen Präparate von Gans, Huhn und Taube vor, und wegen derer absoluter Übereinstimmung hielt ich es nicht für nötig, noch weitere Arten eingehend zu untersuchen. Infolge der Kleinheit der roten Blutkörperchen der Vögel bekommt man an sich schon viel mehr zu sehen als bei Reptilien und Amphibien, überall war aber eins wie das andere gebildet, keinerlei Abweichung von der normalen Beschaffenheit ließ sich feststellen, wodurch ich schließlich zu dem Schluß komme:

Bei Reptilien und Vögeln fehlt jede Andeutung einer Kernlosigkeit der roten Blutkörperchen.

Wie ist die Kernlosigkeit zu bewerten?

Trotzdem ich schon in den vorhergegangenen Ausführungen stets darauf hingewiesen habe, wie unwahrscheinlich es ist, die kernlosen Blutkörperchen der Amphibien etwa als Artefakte zu deuten, trotzdem ich gerade die wirklich vorkommenden Artefakte bereits gebührend hervorgehoben habe und ihre Unterscheidungsmerkmale von echten kernlosen Erythrozyten angegeben habe, rechne ich damit, daß doch Einwendungen gemacht werden könnten und halte es daher nicht für zwecklos, gerade diesem Gegenstande einige Worte zu widmen.

Welche Gründe können uns also bestimmen, die kernlosen roten Blutkörperchen, die wir im Amphibienblut finden, als tatsächlich auf normalem Wege im lebenden Blut entstandene Teile desselben anzusehen? Da ist zunächst die überraschende Regelmäßigkeit ihres Auftretens bei verschiedenen Tierspezies zu erwähnen, es wäre doch wahrhaftig höchst seltsam, wenn bei derselben Art ein zufälliges Kunstprodukt stets in der gleichen Weise und annähernd gleichen Anzahl vorkäme! So müßten doch bei besonders beschädigten Präparaten auch besonders viel kernlose rote Blutkörperchen auftreten. Das ist aber nicht der Fall. Ich habe Präparate gemacht, die ich absichtlich durch Druck oder unsanfte Behandlung beim Ausstrich beschädigt habe, und da finden sich denn auch eine große Anzahl strukturloser blauer Schollen, wahrscheinlich zerquetschte Kerne, und desgleichen häufig bei Urodelen die vorher schon erwähnten Gebilde: Rote Blutkörperchen mit zerfetzten Rändern, ganz blaß gefärbt, große, auseinandergegangene rote Schollen, die des Kernes entbehren, aber jeder wird in diesen sofort das Kunstprodukt erkennen und sie

keineswegs mit den wirklichen und völlig unverletzten roten Blutkörperchen verwechseln können, die nach wie vor auch bei solchen Präparaten in konstanter Anzahl vorhanden sind. Wenn man andererseits gut gelungene und absolut nicht beschädigte Präparate betrachtet, so sieht man die kernlosen roten Blutkörperchen mitten zwischen den völlig unverletzten kernhaltigen liegen, selbst keinerlei Spuren einer etwa stattgehabten Verletzung aufweisend. Dieses Bild ist eigentlich am überzeugendsten, und wenn man einmal recht viele Präparate angesehen hat, wird man nicht mehr im Zweifel sein können, daß es sich um normale Vorgänge bei der Bildung der kernlosen Erythrozyten handelt. Ferner verdient noch ein Umstand der Berücksichtigung. Bei Formen, wo kernlose Blutkörperchen nicht auftreten, wie z. B. bei Rana esculenta, kann man es auch durch keine künstliche oder zufällige Insultierung oder Zerquetschung des Blutes dahin bringen, kernlose Erythrozyten zu erzeugen. Freilich könnte dagegen vielleicht eingewendet werden, daß die roten Blutkörperchen der urodelen Amphibien im Vergleich zu denen der Anuren infolge ihrer Größe Verletzungen leichter ausgesetzt sind als diese. Das mag an sich richtig sein, aber man kann auch die kleinen roten Blutkörperchen der Anuren verletzen und wird doch niemals eine Bildung unter diesen verletzten Blutscheiben finden, die einen echten kernlosen Erythrozyten vortäuschen könnte. Und wo sollte denn, wenn es sich um Verletzungen handelte, der Kern ausgetreten sein, ohne eine Spur der Verletzung zu hinterlassen? Die Flächen der roten Blutkörperchen bieten sich uns als vollständig unverletzt dar. Nun könnte man sich denken, daß der Riß vielleicht gerade am Rande, der sich unserer Betrachtung entzieht, stattgefunden habe und der Kern daraus entwischt sei, ohne die Spur einer Läsion uns vor Augen zu bringen. Ganz abgesehen davon, daß es an sich unwahrscheinlich ist, daß nun alle die vielen kernlosen Erythrozyten, die ich gesehen habe, auf diese doch immerhin zufällige Art entstanden sein sollten, kann man aber auch noch ein anderes Gegenargument anführen, und das ist der Randreifen der roten Blutkörperchen der Amphibien. Dieser Randreifen besteht aus einem festen und elastischen Gewebe und hat den Zweck, dem Erythrozyten seine Gestalt zu bewahren, die sonst den Gesetzen der Oberflächenspannung folgend, wie eine in Alkoholwasser schwebende Ölmasse sich zur Kugel abrunden müßte (Meves 1911). Würde nun der Kern gerade am Rande durch Druckeinwirkung ausgepreßt worden sein, derart, daß man die Stelle seines Austritts

bei dem auf der Fläche liegenden Erythrozyten nicht mehr als Verletzung wahrzunehmen imstande wäre, so müßte er notgedrungen durch den Randreifen getreten sein, was aber natürlich nicht ohne Verletzung desselben abginge. Wie aber rote Blutkörperchen mit verletztem Randreifen aussehen, wollen wir von MEVES selbst hören:

„Läsionen des Randreifens beobachtet man gar nicht selten in Präparaten von frischem Blut, häufiger nach Reagentienwirkung, z. B. wenn man die roten Blutkörperchen mit einer 3 %igen Lösung von Küchenkochsalz behandelt hat. Sehr gewöhnlich sind vollständige Zerreißungen des Randreifens. Meistens entfernen sich beide Enden voneinander; der Randreifen nimmt die Form eines spitzen oder stumpfen Winkels an, dessen Schenkel in Gestalt zweier Fortsätze aus der sich kugelig abrundenden Zellsubstanz herausragen. Eine hierher gehörige Abbildung hat PREYER 1864 in seiner Fig. 13 gegeben. Zuweilen streckt sich der zerrissene Randreifen ganz gerade, die rote Blutzelle erhält dann die Gestalt einer Spindel, deren Enden in einem Faden ausgehen. Bei einer Kontinuitätstrennung des Randreifens an zwei Stellen entsteht ein Bild, wie es PREYER in seiner Fig. 29 b abbildet usw.“

Nichts von alledem sehen wir bei unseren kernlosen roten Blutkörperchen. Sollten aber alle diese Argumente noch nicht genügen, so mag das Nativpräparat des lebenden Blutes den letzten Ausschlag geben, denn dies allein ist wirklich entscheidend. ROLLETT sagt einmal: „Aber nie dürfen wir vergessen, was wir am lebenden Blutkörperchen sehen können, und die Rücksicht darauf muß immer bestimmend bleiben, wenn wir nicht zu unberechtigten Annahmen gelangen wollen.“

Ich habe Nativpräparate in verschiedener Weise hergestellt. Das Blut wurde unter Berücksichtigung aller nur denkbaren Kautelen dem Tier entnommen, auf den Objektträger übertragen, dann unter Dazwischenlegung eines Haares mit dem Deckgläschen bedeckt und nun entweder direkt in unverdünntem Zustande untersucht oder noch mit physiologischer Kochsalzlösung oder HAYEMscher Lösung schwach verdünnt. Die Resultate waren dieselben wie bei den Abstrichpräparaten: Kernlose rote Blutkörperchen waren unschwer bei allen urodelen Amphibien nachweisbar, und zwar sowohl die echten, wie auch die Schnürformen. Diese Beobachtung muß letzten Endes den Ausschlag geben.

An dieser Stelle sei einer anderen merkwürdigen Erscheinung

Erwähnung getan, nämlich der Formänderung der Erythrozyten des frisch entnommenen Blutes, die schon Brücke (1867), später Knoll (1896) und neuerdings Meves (1911) bei Tritonen- und Salamanderblut beobachtet und beschrieben hat. Weidenreich (1904) erklärt sie einfach als eine „Schrumpfung infolge der eingetretenen Hyperisotonie des Plasmas“, während Brücke, Knoll und Meves darin übereinstimmen, daß es sich um Kontraktionsvorgänge der Blutzelle handelt. Die Blutkörperchen nehmen nämlich einige Minuten nach der Entnahme eine kugelig-buckelige Form an, die aber schließlich wieder in die elliptische Form übergeht. Ich habe diese Vorgänge auch vielfach bei den Nativpräparaten beobachten können. Dabei fiel mir auf, daß die kernlosen Erythrozyten der Formänderung viel eher zu unterliegen scheinen als die kernhaltigen. Wie die kernhaltigen nehmen sie die sehr bald nach der Entnahme des Blutes eine kugelige Gestalt an, während die anderen Blutkörperchen noch völlig unverändert sind. Daher kommt es, daß man bei längerem Suchen in solch einem Präparat schließlich fast nur noch runde kernlose Erythrozyten findet. Die bald darauf einsetzende Formänderung der kernhaltigen Blutkörperchen belehrt darüber, daß es sich um einen Vorgang handelt, der zu erwarten war, nur daß er eben bei den kernlosen eher einsetzt.

Daß wir es bei den Schnürformen von Bombinator, Bufo und Rana agilis nicht mit Kunstprodukten zu tun haben, scheint mir aus allen oben erwähnten Gründen einleuchtend genug zu sein, ebenso verweise ich auf die Arbeiten von Engel (1916 und 1915) und die daraus von mir bereits angeführte Stelle, wo er sich in derselben Weise ausspricht.

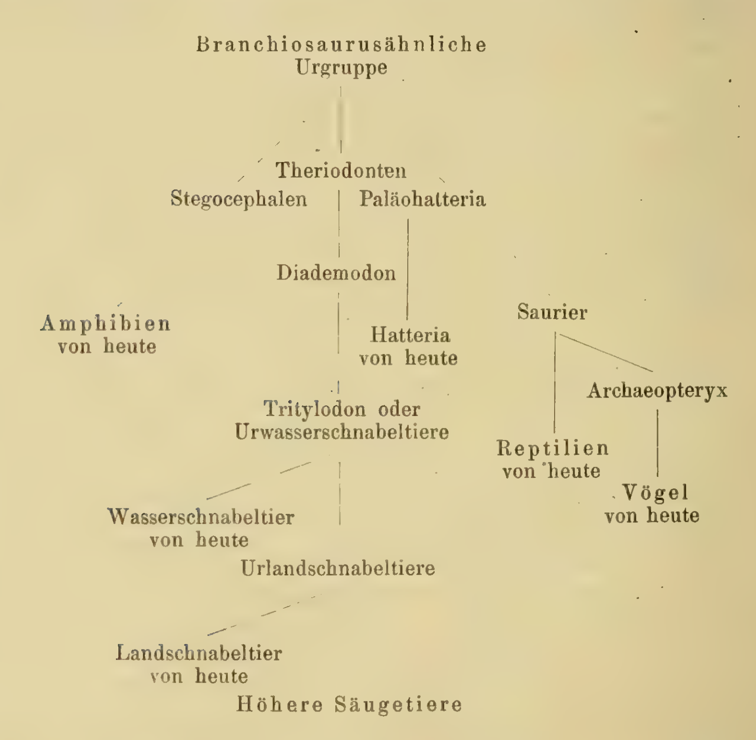
Wenn es sich also bei unseren kernlosen roten Blutkörperchen nicht um Artefakte, sondern um auf normalem Wege entstandene Abweichungen von der Regel handelt, wie ist diese Kernlosigkeit dann zu bewerten und wie kommt es, daß sie gerade bei den urodelen Amphibien am ausgeprägtesten erscheint? Die Kernlosigkeit roter Blutkörperchen überhaupt, wie sie beim Säugetier als regelmäßig auftritt, stellt doch zweifellos einen Fortschritt der Organisation in der Entwicklungsreihe der Organismen dar, obwohl es sich dabei um einen degenerativen Prozeß der Zellen selbst handelt. Das kernlose rote Blutkörperchen der Säugetiere ist durch das Fehlen des Kernes seiner Aufgabe als

Sauerstoffüberträger in viel höherem Grade gewachsen als das kernhaltige niederer Wirbeltiere und bietet außerdem der Arbeit des Herzens, wie Herr Prof. MAURER auch in seiner Notiz betont hat, eine bedeutende Erleichterung der Arbeit dar. Der Kern hat ja mit dem Gasaustausch selbst nichts zu tun, er ist höchstens im Wege. Aber die niederen Wirbeltiere, wie Reptilien, Amphibien und Fische, haben auch infolge ihres weniger lebhaften Stoffwechsels kein so großes Sauerstoffbedürfnis wie die Säugetiere. Anders liegt das bei den Vögeln mit ihrem recht lebhaften Stoffwechsel, und man könnte gerade bei ihnen die vollkommensten Einrichtungen für den Gasaustausch erwarten. Hier treten aber andere Vorrichtungen auf, die eine vollkommenere Ausnutzung des Sauerstoffes ermöglichen. Wie ENGEL (1915) in seiner Arbeit über die Gesetzmäßigkeit in der Aufeinanderfolge der Erythrozyten ausführt, hat F. E. SCHULZE nachgewiesen, daß die Lunge der Vögel, verglichen mit der der Säugetiere, einen weitaus vorteilhafteren Bau zeigt, der den Mangel in der Bildung der roten Blutkörperchen durch seine Fähigkeit der besseren Ausnutzung der Atemluft reichlich aufwiegt. Er sagt weiter:

> „Dazu kommt, daß im Hinblick auf die hohen Anforderungen, welche an die roten Blutzellen der — relativ kleinen und deshalb eine große Oberfläche und ein kleines Volumen besitzenden — Vögel durch die lebhafte Atmung gestellt werden, für diese eine kernhaltige Vollzelle mit ihrer Fähigkeit, vermittels des Kernes jederzeit das Hämoglobin als Protoplasmaprodukt aus dem eisenhaltigen Rohmaterial ersetzen zu können, zur Aufnahme des Sauerstoffs geeigneter sein muß als das rote Blutkörperchen der Säugetiere.“

Es ist demnach schon aus diesen Gründen kaum zu erwarten, daß wir bei Vögeln, wenn auch nur vereinzelt, kernlose rote Blutkörperchen finden könnten. Dagegen ist es berechtigt, dort danach zu suchen, wo sich der Übergang vom niederen Wirbeltier zum Säugetier vollzieht. Dazu sind wir nun leider nicht mehr ganz in der Lage, da gerade die wesentlichen Zwischenformen ausgestorben sind. Der Punkt, von dem aus die großen Gruppen der Amphibien, Reptilien, Vögel und Säugetiere sich entwickeln, ist eine branchiosaurusähnliche Urgruppe. Umstehende Stammtafel soll die Verhältnisse einigermaßen erläutern. Amphibien, Reptilien und Vögel stellen also die Endglieder von Nebenreihen der Entwicklung dar, quasi Versuchsreihen der Natur, die nicht zum Ziele geführt haben und deshalb stehen geblieben

sind, und wir dürfen von deren höchststehenden Vertretern nicht erwarten, daß sich Übergänge zum Säugetier aufdecken ließen. Nun haben wir aber in den urodelen Amphibien eine Tiergruppe, die dem branchiosaurusähnlichen Urtier, zum mindesten aber den Stegocephalen noch ungleich viel näher steht als die Anuren oder gar Reptilien und Vögel. Wir nähern uns mit ihnen gewissermaßen dem Vegetationspunkt der Entwicklungsreihe und dürfen hier schon mit viel größerer Berechtigung auf Merkmale rechnen, die den Übergang zum Säugetier erkennen lassen. Das trifft ja



auch für den vorliegenden Fall zu und gewinnt noch an Überzeugungskraft, wenn wir uns jener amerikanischen Urodelenform erinnern, des Batrachoseps, die nur kernlose rote Blutkörperchen besitzt und die Eisen und Giglio-Tos (1899) schon ausführlich beschrieben haben. Herr Prof. Maurer hat mir ein Präparat vom Blute dieses Tieres zur Verfügung gestellt, und ich werde im letzten Abschnitt an geeigneter Stelle eine ausführliche Besprechung desselben anfügen. Ebenso werden wir nicht erstaunt sein, bei den Reptilien oder gar den Vögeln keine kernlosen roten Blutkörperchen gefunden zu haben, diese Tierklassen sind

viel zu sehr in sich abgeschlossen und vervollkommnet in ihrer Art und stehen viel zu weit entfernt von dem Punkte, wo sich die Säugetiere aus der Entwicklungsreihe abspalten, als daß bei ihnen Übergänge zu diesen zu erwarten wären. Wenn ich einmal einen Analogieschluß machen darf, so möchte ich vermuten, daß bei der Hatteria vielleicht noch kernlose rote Blutkörperchen zu finden sind.

Art der Kernausstoßung.

Wie wir im vorhergehenden gesehen haben, ist also Kernlosigkeit der roten Blutkörperchen bei den niederen Formen der Amphibien ganz oder zum Teil vorhanden und verliert sich, je weiter man in ihrer Entwicklungsreihe nach oben kommt, aber auch nicht plötzlich, sondern in Übergängen. Gerade diese Art der Übergänge aber läßt nun gewisse Schlüsse auf die Art der Kernausstoßung zu. Fragen wir uns zunächst nach dem Ort, wo die kernhaltigen Erythrozyten kernlos werden, so geschieht das sicherlich im strömenden Blute, denn es ist nicht einzusehen, warum es gerade hier anders sein sollte als bei dem analogen Vorgang der Säugetiere. Fangen wir nun mit der Betrachtung an dem Punkte an, wo die Kernlosigkeit am wenigsten stark vertreten, gewissermaßen nur noch angedeutet ist, nämlich bei Rana agilis und temporaria. Hier konnten wir bemerken, wie von den normalen kernhaltigen Blutkörperchen kleine runde kernlose Stücke abgeschnürt wurden, die aber stets ganz erheblich kleiner waren als das übrigbleibende kernhaltige Stück. Bei den Bufonen bemerkten wir dieselbe Erscheinung, nur daß die abgeschnürten Stücke schon etwas größer waren, wenn auch immer noch kleiner als das kernhaltige Stück. Ganz anders bei Bombinator. Auch hier entstehen die kernlosen Erythrozyten als Schnürformen, aber hier ist meistens das kernlose Stück das größere. Ich habe oben schon erwähnt, daß ich hier auch ganz vereinzelt kernlose Zellen gesehen habe, die den echten der Urodelen zu gleichen schienen, da sie in Form und Größe mit den kernhaltigen Blutscheiben übereinstimmen. Überall sehen wir in diesen Präparaten an aufeinander folgenden Bildern den ganzen Vorgang der Abschnürung deutlich vor uns, und bei Bombinator trifft man bisweilen Stellen, wo neben dem kernlos gewordenen Blutkörperchen noch der ausgestoßene Kern mit schmalem, kaum sichtbarem Protoplasmasaume liegt. Diese Vorgänge hat ENGEL (1906) bei jungen Säugetierembryonen und Froschlarven ebenfalls beschrieben, erläutert sie

aber getrennt als zwei verschiedene Arten der Kernausstoßung. Ich möchte nun behaupten, daß man es hier nicht mit verschiedenen Arten, sondern mit verschiedenen Intensitäten desselben Vorganges zu tun hat. Die anfängliche Abschnürung kleiner Stücke führt schließlich dadurch, daß die abgeschnürten Stücke sich mehr und mehr vergrößern, dahin, daß der Kern allein in toto ausgestoßen wird, nur noch von einem schmalen Plasmasaum umgeben, der mit sauren Farbstoffen tingierbar ist, und nach Engel als achromatische Substanz anzusprechen ist. Man könnte sich nun denken, daß diese Ausstoßung des Kerns eine derartige Vervollkommnung erreicht, daß die Größe der Zelle dadurch keine Einbuße erleidet, und dann haben wir das „echte" kernlose rote Blutkörperchen der Urodelen vor uns, und auch die weniger bei Bombinator gefundenen, den echten, kernlosen Blutkörperchen gleichenden Zellen, wären in dieser Art zu deuten. Freilich habe ich dafür, daß die Kernausstoßung bei den Urodelen ausschließlich auf diese Weise zustande kommen sollte, keine Beweise und will es auch nicht behaupten. Sicher ist jedoch, daß sie bei den Urodelen auch vorkommt. Denn wir finden hier, wie im vorstehenden stets erwähnt wurde, immer auch neben den echten kernlosen Formen allerlei andere, die kleiner sind als diese, sich der runden Form mehr nähern, kurz in jeder Weise den Schnürformen der Anuren gleichen. Freilich ist der Mechanismus der Abschnürung bei den Urodelen nicht so häufig und so schön sichtbar wie bei den Anuren, aber wir sehen auch hier genügend Schnürformen, um wenigstens die eine Art der kernlosen Erythrozyten auf diese Weise mit Sicherheit deuten zu können.

Hier dürfte der geeignete Platz sein, jenes eigenartige und überraschende Blutbild, von dem ich vorher schon einmal sprach, näher ins Auge zu fassen, nämlich das des Batrachoseps, eines unseren Tritonen nahestehenden amerikanischen Urodelen, der nur kernlose Erythrozyten besitzt (Taf. 25, Fig. 7). Giglio-Tos hat sie untersucht und gibt an, daß im Frühjahr kernhaltige Erythrozyten spärlich sind, in anderen Jahreszeiten zahlreicher. Eine stammesgeschichtliche Bedeutung spricht ihnen Giglio Tos nicht zu. Indessen verlangen diese Verhältnisse noch eine genauere Untersuchung. In dem mir vorliegenden Präparat finden wir alles das, was wir uns bisher mit vieler Mühe aus den einzelnen Blutbildern der verschiedensten Urodelen- und Anuren-Arten zusammensuchen mußten, in einem Gesichtsfeld vereinigt, und wenn das, was ich bisher über die Art der Kernausstoßung gesagt habe, nur Kombination

aus der Beobachtung verschiedenster Arten und Blutbilder gewesen ist, so scheint sich uns bei der Betrachtung des Batrachosepsblutes deren Bestätigung förmlich aufzudrängen. Man sieht hier nämlich in einem Gesichtsfeld alle bisher beschriebenen Arten kernloser roter Blutkörperchen, ohne daß man sagen könnte, die eine oder andere Art sei die vorherrschende. Von der ganz kleinen und völlig runden Form, die bei Rana temporaria beschrieben wurde, über die größeren runden der Kröten und die noch größeren rundovalen von Bombinator bis zu den großen längsovalen „echten" Formen der Urodelen sind sie alle in ziemlich gleichmäßiger Verteilung vorhanden und verleihen so dem gesamten Blutbilde ein höchst merkwürdiges Aussehen. Dazwischen findet man auch vereinzelt kernhaltige Blutkörperchen etwa in gleicher Häufigkeit wie die kernlosen bei unseren deutschen Urodelen. Sie sind verschieden gestaltet, meist viel größer als die größten kernlosen, doch häufig auch in der Größe der normal gebildeten längsovalen Formen. Sehr schön und deutlich sehen wir nun hier, wie diese Zellen ihres Kernes verlustig gehen. In den weitaus meisten Fällen sieht man das hämoglobinhaltige Protoplasma sich dicht hinter dem ganz an die Peripherie gedrängten Kerne abschnüren, so daß dieser in toto ausgestoßen wird, ohne noch einen sichtbaren Protoplasmasaum zu besitzen. Daneben sieht man in allen Übergängen Bilder, wo Einschnürungen in der Mitte der kernhaltigen Zelle vorkommen oder sogar nach dem dem Kernpol entgegengesetzten Pol der Zelle zu verschoben, so daß dann das abgeschnürte kernlose Stück erheblich kleiner erscheint als das übrigbleibende kernhaltige, wie wir es beispielsweise bei den Kröten gesehen haben. So weiß man sehr oft bei der Betrachtung einer relativ kleinen kernhaltigen Zelle nicht, wie man sie zu beurteilen hat, ob sie noch vor der Abschnürung steht oder schon eine solche überstanden hat. Jedenfalls scheint mir aus dem Gesagten genügend klar hervorzugehen, daß auch bei Batrachoseps kernlose Erythrozyten, und zwar hier die überwiegend große Anzahl durch Schnürung entstehen.

Nehmen wir an, die echten kernlosen Erythrozyten entstünden auf andere Weise, dann käme vor allem Karyolysis und Karyorhexis in Betracht. Ganz abgesehen davon, daß die Karyorhexis, d. h. also die Zerstückelung des Kernes in viele einzelne Teilchen, sehr angezweifelt worden ist, indem man behauptet hat, die basophile Körnelung der Blutscheiben stamme nicht vom Kern, sondern sei als Krankheitserscheinung des Protoplasmas aufzufassen, habe

ich nie in meinen Präparaten eine basophile Granulation bei kernlosen roten Blutkörperchen wahrnehmen können, und ich glaube deshalb, daß diese Art der Kernausstoßung von vornherein hier nicht in Betracht kommt. Die Karyolysis stellt eine Auflösung des Kernes innerhalb der Zelle dar, und das mikroskopische Bild dieser Art des Kernverlustes ist eine kernlose Zelle mit einem minimal kleinen basophil gefärbten Punkt an Stelle des Kernes. Doch muß man in dessen Beurteilung vorsichtig sein. Es kann sich nämlich dabei auch um die von Meves (1911) beschriebenen „chromatoiden" Kügelchen oder um die „Paranuklearkörperchen" von Bremer (1895) oder wenigstens deren Fragmente handeln. In meinen Präparaten bin ich solchen Erscheinungen nur äußerst selten begegnet und meist auch dann in einer nicht ganz zweifelsfreien Weise. Nur ein einziges Mal habe ich bei einem Triton cristatus ein solches kleines basophil gefärbtes Pünktchen an einem kernlosen roten Blutkörperchen einwandfrei feststellen können. Bei der doch immerhin relativ großen Zahl der kernlosen Erythrozyten müßte damit zu rechnen sein, daß man öfter auf solche Bilder stieße. Da das nicht der Fall ist, liegt die Vermutung nahe, daß der Kern in dem Stadium der Auflösung sich durch unsere Färbemethoden nicht mehr sichtbar machen läßt.

Zusammenfassung.

Kernlose rote Blutkörperchen sind bei allen urodelen Amphibien in relativ häufiger Anzahl vorhanden (auf 400 bis einige Tausend kernhaltige kommt ein kernloses), und zwar in zwei verschiedenen Formen, einer „echten", die den kernhaltigen in Form und Größe gleicht, und einer anderen kleineren, durch Abschnürung entstandenen Form.

Bei den Anuren existieren nur die Schnürformen, doch auch nur mit Einschränkungen.

Reptilien und Vögel besitzen keinerlei Andeutungen einer Kernlosigkeit ihrer roten Blutkörperchen.

Literaturangaben.

1867. Brücke, E., „Über den Bau der roten Blutkörperchen.“ Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wiss., math.-naturwiss. Kl., Bd. LVI, Abt. 2, Wien.

1899. Eisen, G. Ph. D., „On the Blood-Plates of the Human Blood, with Notes on the Erythrocytes of Amphiuma and Necturus.“ Journal of Morphology, Vol. XV.

1899. Giglio-Tos, E., „Dei corpuscoli del sangue nel Batrachoseps attennatus Esch. Anatom. Anz., Bd. XV, S. 293.

1906. Engel, C. S., „Über kernhaltige rote Blutkörperchen und deren Entwicklung.“ Vortrag, gehalten im Verein für innere Med. am 2. April 1906. Deutsche med. Wochenschrift, 32. Jahrgang, Nr. 29.

1915. Ders., „Über die Gesetzmäßigkeit in der Aufeinanderfolge der Erythrozyten während des embryonalen Lebens der Wirbeltiere.“ Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. LXXXVI, Abt. I, H. 4.

1910. Freidsohn, A., „Zur Morphologie des Amphibienblutes. Zugleich ein Beitrag zur Lehre von der Differenzierung der Leukozyten.“ (Aus dem anat. Inst. Straßburg.) Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. LXXV, H. 3.

1896. Knoll, Ph., „Über die Blutkörperchen bei wechselwarmen Wirbeltieren.“ Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wiss., math.-naturwiss. Kl., Bd. CV, Abt. III, Wien.

1911. Meves, Fr., „Gesammelte Studien an den roten Blutkörperchen der Amphibien.“ Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. LXXVII, Abt. I, H. 4.

1920. Maurer, Fr., „Vorkommen kernloser Erythrozyten bei urodelen Amphibien.“ Sitzungsber. der anatomischen Ges. zu Jena, 1920, 29. Versammlung.

Tafelerklärung.

Taf. 25.

Fig. 1. Kernloses rotes Blutkörperchen bei Triton alpestris.
Fig. 2. „ „ „ „ Triton taeniatus.
Fig. 3. „ „ „ „ Salamandra maculosa.
Fig. 4. „ „ „ „ „ „
Fig. 5. Abschnürung eines kernlosen Stückes bei Bufo.
Fig. 6. Kernloses Blutkörperchen bei Bombinator.
Fig. 7. Blutbild des Batrachoseps.

Es wird um gefällige Ausfüllung und Rücksendung dieser Karte gebeten.

Von der Jenaischen Zeitschrift für Naturwissensch.

Band 57 Heft 2

empfangen zu haben, bescheinigt

Ort und Datum: Washington, U. S. Nat. Mus.

Unterschrift:

Postkarte

Germany

Zum Aufkleben der Freimarke

Medicin. naturwiss. Gesellschaft (Prof. Moll)
Jena a/S

C 154
(10. 16)

JENAISCHE ZEITSCHRIFT FÜR NATURWISSENSCHAFT

HERAUSGEGEBEN VON DER

MEDIZINISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN GESELLSCHAFT ZU JENA

SIEBENUNDFÜNFZIGSTER BAND

NEUE FOLGE, FÜNFZIGSTER BAND

ZWEITES HEFT

MIT 25 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 8 TAFELN

Inhalt:



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1921

Zusendungen an die Redaktion erbittet man durch die Verlagsbuchhandlung.
Ausgegeben am 22. April 1921.

Die Haut und die Rückbildung der Haare beim Nackthunde.

(Fauna et Anatomia ceylanica, Nr. 6.)

Von

F. Prinzhorn.

Mit Tafel 8—10.

Einleitung.

Im Jahre 1911 veröffentlichte Kohn zwei Arbeiten über die merkwürdigen Haut- und Haarverhältnisse des Nackthundes. Dem Autor standen je ein junges Tier, eine Totgeburt, und ein ausgewachsenes zur Untersuchung zur Verfügung, die er benutzte, um besonders über die „Entwicklung der sonderbaren Kahlheit" Aufschlüsse zu erlangen. Schon vorher hatte M. de Meijere einige kurze Angaben über die Eigenschaften der Nackthundhaut gemacht, jedoch gingen seine, im Rahmen einer größeren Arbeit gemachten, für sie unwesentlichen Aufschlüsse nicht sehr ins Einzelne.

Durch die Liebenswürdigkeit meines hochverehrten Lehrers, Herrn Prof. Plate, wurden mir eine Reihe von Nackthunden verschiedenen Alters zur Verfügung gestellt, so daß ich hoffen kann, die von den beiden vorgenannten Autoren ermittelten Ergebnisse zu erweitern und zu ergänzen.

Ehe ich jedoch zu meinen eigenen Untersuchungsergebnissen Stellung nehme, sei es mir gestattet, einige allgemeine Angaben über den Nackthund zu machen, der in den meisten Lehr- und Handbüchern der Hunderassen den wissenschaftlichen Namen Canis fam. caraibaeus resp. aegypticus usw. führt, je nach der Herkunft. Es handelt sich bei den Nackthunden keineswegs um eine erst in neuester Zeit bekannt gewordene Variation normaler behaarter Hunde. Nach C. Keller (1905) fand bereits Columbus denselben bei seiner Ankunft auf den westindischen Inseln, und Cortez in

Mexiko; er wurde von den Altmexikanern Xoloitcuintli genannt. Es ist ein kleiner fuchsartiger Hund, dessen schwärzlicher Körper haarlos ist; er ist auch in Südamerika verbreitet. Eine andere, windhundähnliche Form kommt in warmen Gegenden bald hier, bald dort vor, so in Ägypten, China und Ceylon. Angaben, wann derartige Hunde zum ersten Male in letztgenannten Ländern beobachtet wurden, fehlen leider. PLATE sah auf Ceylon nur ein Exemplar, welches er mit nach Deutschland nahm, und von dem mein Untersuchungsmaterial abstammt. Es handelt sich also um eine Singularvariation, nicht um eine Rasse. Das gilt auch für die übrigen Länder, was nicht ausschließt, daß stellenweise mehrere Individuen dieser Art vorkommen. Die Tatsache, daß Nackthunde nur in warmen Ländern auftreten, führten H. PAUL (1884) zu der Behauptung, daß die Reduktion des Haarkleides auf klimatische Einflüsse zurückzuführen ist, daß also eine allmähliche Anpassung an veränderte klimatische Bedingungen stattgefunden hat. Diese Behauptung würde der Theorie entsprechen, die annimmt, daß äußere auf das Soma wirkende Einflüsse allmählich auch Veränderungen im Keimplasma hervorrufen und dadurch neu erworbene Eigenschaften vererbbar werden. Um diese Theorie zu beweisen, bedarf es aber exaktester Untersuchungen. KOHN tritt daher der nicht näher begründeten, auch von anderen aufgestellten Behauptung entgegen, daß es sich bei der Kahlheit der Nackthunde um eine allmähliche Anpassung an veränderte Bedingungen handelt, sondern er hält — sicher mit Recht — die Nacktheit für eine plötzlich entstandene typische Mutation oder Blastovariation, deren „auslösende Ursache derzeit völlig unaufgeklärt bleibt“. Nach noch nicht veröffentlichten Untersuchungen von Prof. PLATE dominiert die Nacktheit über Behaarung und beruht auf einem Hemmungsfaktor. Dieser scheint unabhängig in den verschiedensten Ländern aufgetreten zu sein; denn es spricht nichts dafür, daß alle Nackthunde von einem Stammindividuum sich herleiten. In kalten Ländern gehen sie leicht zugrunde, daher finden wir sie überwiegend in warmen und heißen.

KOHN hat die Frage aufgeworfen, ob nicht-reinrassiges Material zu einer exakten Untersuchung verwendet werden kann. Diese Fragestellung ist sicher falsch, da von einer Rasse keine Rede ist. Es kann sich nur darum handeln, ob bei Kreuzungen zwischen behaarten und nackten Hunden bezüglich des Hautcharakters eine reine Scheidung eintritt. KOHN hat diese Frage dahin entschieden, daß „reiche Behaarung und Nacktheit sich neben-

einander vererben und sich nicht zu dem Übergangsgrad schwache Behaarung vereinigen". Das scheint im allgemeinen auch zuzutreffen. Jedoch fand sich unter der Nachkommenschaft des von mir untersuchten Nackthundes ein Tier, das auf dem Rücken eine mäßig schwache Behaarung zeigte, während sonst die Nackthunde dort höchstens vereinzelte Haare haben. Der Bauch war fast ganz nackt. Es ergibt sich also, daß absolut scharfe Scheidelinien zwischen behaarten und nackten Hunden nicht zu ziehen sind. Es wäre festzustellen, ob auch histologisch vielleicht Übergänge zu entdecken sind.

Bei anderen Rassemerkmalen tritt eine scharfe Sonderung nicht auf. So zeigte der schwachbehaarte Nackthund eine ins Weiß-Rötliche spielende Hautfarbe. Ähnliche Verhältnisse erwähnt Kohn.

Da ich mich mit den Vererbungsverhältnissen hier nicht zu beschäftigen habe, so mögen diese kurzen Bemerkungen genügen. Es sollen im folgenden alle makroskopisch und mikroskopisch zutage tretenden Eigentümlichkeiten der Nackthundhaut beschrieben werden. Und zwar werde ich, um die Übersichtlichkeit zu wahren, die makroskopischen und mikroskopischen Verhältnisse gesondert, und zwecks scharfen Auseinanderhaltens der Ergebnisse bei den einzelnen Hunden, diese Fall für Fall behandeln.

Da die Haut- und Haarverhältnisse der Nackthunde mit denen normaler behaarter Hunde verglichen werden sollen, so wäre eine literatur-historische Übersicht über die bis jetzt über normale Hundehaut erschienenen wichtigeren Untersuchungen am Platze. Leider fehlen aber streng systematische Untersuchungen rassereiner Hunde; ich sehe daher von einer Zusammenstellung des historischen Materials ab, und werde für meine Arbeit wichtige Ergebnisse während der Untersuchung heranziehen. Besonders zu berücksichtigen waren auch einige nicht speziell die Hundehaut betreffende Untersuchungen, so die Arbeit de Meijeres, der die Haargruppierung bei über 200 Säugetieren ermittelte und scharfe Definitionen für die Begriffe Haargruppe, echtes und unechtes Haarbündel gab, ferner Untersuchungen Rehs, Römers, Toldts usw. über Schuppenbildungen der Haut. Ferner wurden die Arbeiten über Haarentwicklung bei Säugetieren besonders berücksichtigt; ausführliche Referate über dieses Gebiet finden sich bei A. Segall (1918): es wurden jedoch auch die Originale eingesehen. Über die Haarentwicklung beim Hunde existieren einige Angaben Maurers (1895) und eine Untersuchung Okamuras (1899). Zwecks Nach-

prüfung der Okamuraschen Ergebnisse und Erweiterung derselben untersuchte ich zwei Spitzembryonen. Die Ergebnisse werden vor dem mikroskopischen Teil zusammengestellt.

Makroskopischer Teil.

Spezielle Untersuchung.

Als optisches Hilfsmittel diente für genauere Untersuchung das Zeiss'sche Binokular. Die Bezeichnung der Hunde erfolgt nach der von Herrn Prof. Plate bei seiner Zucht angewandten.

Fall 1. ♂ 11. Die Eltern dieses ceylonischen Nackthundes sind unbekannt; es fließt aber wahrscheinlich Pintscherblut in ihm. Er erreichte ein Alter von über 4 Jahren und wurde von mir gleich nach dem Tode untersucht. Die Farbe der Haut ist schiefergrau, mit besonders in der Nähe der dunkler pigmentierten Rückenlinie schärfer umgrenzten schwärzlichen Flecken. Vorn am Seitenbauch fällt eine kleine, 1—2 mm lange und ca. 1 mm breite Hautverdickung auf, die vollständig schwarz ist. Die Vermutung, daß es sich um einen großen rudimentären Haarbalg handelt, bestätigte sich nicht. Von der Rückenlinie herab und um die Beine herum ziehen größere Hautfurchen (Taf. 8, Fig. 1). Die ganze Haut, besonders die des Rückens und Kopfes, ist fein gefältelt; kleinste Hautwälle, regellos verlaufend, schließen in sich kleine Hautvertiefungen ein, die sich deutlich durch dunkle Punkte markieren, und die, wie sich später herausstellen wird, rudimentäre Haarbälge sind. Die Hautfältelung wird am Bauche und den Gliedmaßen immer zarter und feiner, ist mit dem Binokular aber noch deutlich zu erkennen. Haare besitzt dieser Nackthund außerordentlich wenig. Nur vereinzelte, spärliche Haare bedecken den Kopf, die, teilweise gänzlich pigmentlos, in leichtgewellter Form eine Länge von 1—3 cm erreichen. Die durchschnittliche Dicke der Kopfhaare ist ca. 32 μ. Die Haare treten weder in Gruppen noch in Bündeln auf, mit einer einzigen Ausnahme unterhalb des rechten Ohres, wo aus einer Hautvertiefung sieben Haare ragen, von denen eins ca. 3 cm lang ist und wohl das Stammhaar des Bündels bildet, während die übrigen eine mittlere Länge von ca. 2 cm haben. Zwei Haare sind pigmentlos, im auffallenden Licht glänzend, während die übrigen fünf, besonders gegen die Spitze hin, eine schwärzliche Färbung zeigen. Die Haare am Kopfe treten besonders in der Nähe der Schnauze, auf dem Schädeldach und zwischen den Ohren auf. Die Sinushaare, sowohl die Lippen-, Wangen-, als auch die Unterkinn- und Augenbrauenbüschel sind vorhanden, wie überhaupt bei allen Nackthunden. Die dicksten Sinushaare an den Lippen haben einen Durchmesser von 190 μ; sie verjüngen sich sehr erheblich nach der Spitze zu. Der Nacken und Rücken ist bis auf ganz vereinzelte, bis 5 cm lange Haare gänzlich haarlos. Einzelne dieser Haare fallen durch ihre kräftige Form auf; es sind das stets kleinere, schwarz gefärbte. Der Durchmesser eines derselben zeigt den sehr großen, an

Sinushaare erinnernden Wert von 100 μ. Die übrigen Rückenhaare sind vom Typus der des Kopfes und sind, im Gegensatz zu den dicken, stets glatten Haaren, leicht gewellt. An den Außenflächen der Hinterbeine ist die Zahl der Haare etwas größer, es handelt sich jedoch im ganzen nur um ca. 50 Haare. Die meisten Haare finden sich an den Pfoten, besonders zwischen den Zehen. Der Schwanz ist von der Ansatzstelle bis zur Mitte fast ganz haarlos, von da bis zur Spitze mit wenigen 1 cm langen, meist an der Spitze schwärzlich gefärbten Haaren bedeckt. Als auffallendste Hauterscheinung sind dunkle, mehr oder weniger deutlich sichtbare Streifen zu erwähnen, die vom Rücken her bis zum Bauch, allmählich verschwindend, hinunterziehen. Sie laufen fast ganz parallel zueinander, nicht vollständig gerade, im Abstande von 1—3 cm, mit geringer Neigung schwanzwärts. Es sind ca. 10—20 Streifen, deren genaue Zahl wegen des schwachen sich Abhebens einzelner gegen die übrige Haut nicht sicher festgestellt werden kann. Der erste Streifen befindet sich ca. 3 cm vom Vorderbein entfernt. Am undeutlichsten sind sie in der Mitte des Körpers, während sie am klarsten in der Nähe der Hinterbeine auftreten. Sie werden von aneinander gereihten Pünktchen gebildet, die in kleinen Hautvertiefungen liegen und höchstens in der Dreizahl, meist in der Einzahl die Breite der Streifen ausmachen. Es sind dieselben Pünktchen, die am ganzen Körper auftreten, nur etwas dunkler pigmentiert, wodurch sie sich abheben, am schwächsten auf dem Rücken, der allgemein viel stärker pigmentiert ist. Die Pünktchen stellen rudimentäre Haarbälge dar. Ebensolche Streifen treten an den Hinterbeinen unterhalb des Knies auf, die in ca. 1—2 cm Abstand die Beine ringartig umschließen, jedoch so, daß der tiefste Punkt dieser Streifen auf der Hinterseite der Beine liegt, der höchste auf der Vorderseite, so daß sie bei Streckung der Beine ungefähr horizontal liegen.

Am Penis, ca. 1 cm vom Rande des Orificiums, fallen vier schwarze Stupfen auf, die in einer Reihe nebeneinander liegen.

Fall 2. ♀ 13. Aus der Kreuzung des nackten Stammtieres mit einer gelbhaarigen Dackelhündin ging ein ebenfalls schiefergrauer Nackthund hervor, der ein Alter von $2^1/_2$ Jahren erreichte. Er stand mir als Ausstopfexemplar zur Verfügung. Er hat eine etwas gleichmäßigere, hellere Farbe als das Stammtier. Am Bauch und an den Innenflächen der Beine ist die Farbe mehr weißlichgrau. Auch er hat feine Hautfältelung. Sein ganzer Körper ist von feinen dunklen Pünktchen bedeckt, die rudimentäre Haaranlagen andeuten (Taf. 8, Fig. 2). Der Kopf zeigt verhältnismäßig dichte Behaarung, die jedenfalls bedeutend kräftiger ist als bei ♂ 11. Es sind 5 cm lange, leicht gewellte, schwarze Haare, die alle isoliert stehen und zwischen den Ohren nach dem Nacken zu ziemlich plötzlich aufhören.

Ihr Durchmesser schwankt um 76 μ herum, ist also ähnlich dem bei den schwarzen Rückenhaaren des ♂ 11 festgestellten.

Die kräftigsten Sinushaare haben an der Hautoberfläche einen Durchmesser von ca. 200 μ. Dort, wo die normale Behaarung

zwischen den Ohren aufhört, beginnt ein ganz eigentümlicher Behaarungsmodus, der sich über den Nacken, den ganzen Rücken bis zum Bauch hinunter und die Außenflächen der Beine erstreckt. An Stelle der langen, isoliert stehenden Haare bemerkt man überall verstreut kleine $^1/_2$—3 mm lange, schwarze Haare, die bis auf ganz vereinzelte Ausnahmen in Bündeln stehen; und zwar sind häufig 1—3 längere neben mehreren kürzeren zu sehen. Ich habe bis zu 9 oder 10 Haaren in einem solchen Bündel gezählt. Der Dickendurchmesser dieser vollständig normalen, aber äußerst kurzen Haare beträgt ca. 32 μ. Die Bündel stehen nicht wieder in Gruppen, sondern alle isoliert, mindestens 1—2 mm jedes vom anderen entfernt. Zwischen den Bündeln sind dunkle Pünktchen, die rudimentären Haaranlagen, sichtbar. Der Schwanz ist die letzten zwei Drittel bis zur Spitze von schwarzen Haaren, die denselben Dickendurchmesser wie die des Kopfes haben, aber kürzer sind, bedeckt. Auch die Pfoten zeigen normale Behaarung in Form von durchschnittlich 1 cm langen, dünnen, bräunlichen, gewellten Haaren. Die bemerkenswerteste Erscheinung ist aber auch bei diesem Hunde wieder das Auftreten von Streifen, die vom Rücken bis zum Seitenbauch ziehen, deren genaue Anzahl aber wieder nicht festzustellen ist. Die Streifen werden hier nicht von den rudimentäre Haaranlagen andeutenden Pünktchen gebildet, sondern von den schon erwähnten, in Reihen angeordneten und in Bündeln stehenden kurzen Härchen. Die Breite der Streifen nimmt immer nur ein Bündel ein. Um die Beine herum konnte keine Streifung festgestellt werden.

Fall 3. ♂ 12. Aus demselben Wurf wie ♀ 13 stammt der weißlichgraue Nackthund ♂ 12, der ein Alter von $2^1/_3$ Jahren erreichte. Er wurde 24 Stunden nach dem Tode untersucht. Auch seine Haut ist wie bei ♂ 11 von einem Netz zarter Hautwälle bedeckt, die bei schräg auffallendem Lichte an manchen Stellen Schuppen vortäuschen. Schnauze, Stirn und Schädeldach sind mit leicht gewellten, 5 cm langen, gelblichen Haaren bedeckt, die an der Spitze oft eine schwärzliche Farbe annehmen. Gruppen und Bündel sind nicht vorhanden. Der Durchmesser der Haare beträgt 40 μ. Zwischen den Ohren hört die spärliche Kopfbehaarung auf. Nur ein paar isolierte Haare sind auf dem Nacken zu finden. Auf dem Rücken sieht man, wegen schwacher Pigmentierung undeutlich, die rudimentäre Haaranlagen andeutenden Pünktchen. In der Nähe der Rückenlinie findet man einige kurze, dicke, schwarze Stupfen, die sich kaum über das Hautniveau erheben, und die, wie sich zeigen wird, besonders stark degenerierte größere Haaranlagen darstellen. Auf dem Rücken, an den Flanken und den Außenseiten der Beine sind wieder, wie bei ♀ 13, kurze, schwarze Haare in Bündeln vorhanden, die auch vereinzelt bis zur Mitte des Schwanzes auftreten. Während einzelne kaum den Bruchteil eines Millimeters über die Haut ragen, erreichen die größten eine Länge von 2—3 mm. Zwischen diesen in Bündeln stehenden Härchen bemerkt man einige isoliert stehende schwärzliche Haare von $^1/_2$ cm Länge. Außerdem treten am ganzen Rücken, nach dem kaudalen Ende zu an Zahl znnehmend, gelblichbraune,

gewellte Haare auf; am stärksten zeigt sich die ziemlich normale Form der Behaarung an den Hinterkeulen und der Außenseite der Oberschenkel. Die Haare stehen hier immerhin so dicht, daß sie, von der Seite gesehen, stellenweise einen verfilzten Eindruck machen. Jedoch konnten bei ihnen keine Gruppen oder Bündel festgestellt werden. Die Bündelhaare haben einen Durchmesser von 30—40 μ, während die welligen Haare von 1 cm Länge nur einen Durchmesser von 20—30 μ haben. Der Schwanz ist von der Mitte ab von isolierten gelben, welligen Haaren bedeckt, während die Pfoten ebensolche, aber kräftigere Behaarung zeigen. Streifen, wie sie bei ♂ 11 und ♀ 13 festgestellt wurden, finden sich hier nicht. Der Bauch ist wie bei den übrigen Nackthunden vollständig haarlos; nur ein Haar entdeckte ich am Seitenbauch. Am Penis zeigen sich wie bei ♂ 11 vier schwarze Stupfen, in einer Reihe nebeneinanderliegend.

Fall 4. Aus der Kreuzung des eben beschriebenen Nackthundes mit dem aus dem gleichen Wurf stammenden schwarzen Pintscher ♀ 15 ging ein weißer Nackthund ♀ 18 hervor, der 1½ Jahr alt und der gleichfalls gleich nach dem Tode untersucht wurde. Im Prinzip gleicht dieser Hund dem vorigen. Nur geben die sehr dicht auf dem Schädeldach stehenden, eine Art Schopf bildenden Haare dem Hunde ein sehr merkwürdiges Aussehen, da sie auch zwischen den Ohren plötzlich aufhören. Der Durchmesser dieser Haare zeigt den sehr kleinen Wert von 12—20 μ.

Auch bei diesem Hunde bemerkt man wie bei ♂ 11 und ♂ 12 am Penis gleichgeformte schwarze Stupfen an den Schamlippen. Am Nacken in der Nähe der Ohren sieht man etwa 1—2 Dutzend, teils geringfügig das Hautniveau überragend, teils durchscheinend, rudimentäre schwarze Haarstupfen.

Fall 5. Aus der Kreuzung des weißgrauen Nackthundes ♂ 12 mit einem gelbhaarigen Dackel ging der weiße Nackthund ♂ 33 hervor. Er erreichte ein Alter von ½ Jahr. Bei diesem Nackthunde kann man nicht so scharfe Trennungslinien zwischen behaarten und kahlen Körperstellen ziehen. Kopf und Ohren sind ziemlich normal dicht behaart. Die gelbbraunen Haare erreichen eine Länge von 3,3 cm und einen Durchmesser von 70 μ. Auch die ganze Rückenlinie entlang, einschließlich des Schwanzes, ist mit gleichen Haaren ziemlich dicht bedeckt. Brust, Außenseite der Beine, Flanken, sind, wenn auch schwächer, behaart. Selbst am Bauch findet man nicht wenig einzeln stehende Haare. Die Pfoten sind wieder dichter behaart. Ganz vereinzelt konnte ich auf dem Rücken und Kopf Bündel feststellen, die ein längeres und ein bis drei kürzere Beihaare enthielten. Zur Gruppenbildung ist es jedoch nicht gekommen. Die vorhandenen Haare zeigen, besonders auf dem Kopfe, um die Augen herum, auf dem Rücken und Flanken die von Siegel (1907) beobachteten vorherrschenden Haarrichtungen. Der von Nieboda (1917) festgestellte divergierende Augenwirbel am medialen Augenwinkel ist vorhanden, auch unterhalb der Ohren am Hals sind, wenn auch un-

deutlich wegen der Spärlichkeit der Haare, konvergierende Linien zu sehen. Vergleichende Messungen an Haaren verschiedener Körperstellen ergaben, allerdings nicht mit voller Sicherheit, als Stellen der dicksten und kräftigsten Haare das erste und letzte Rückendrittel, wo auch die Haare dichter stehen als im mittleren Rückendrittel. Sie erreichen einen Durchmesser von 82 μ. Die sämtlich vorhandenen Sinushaare haben einen nur wenig geringeren Durchmesser als den bei den zuerst beschriebenen Hunden festgestellten. Hautfältelung ist vorhanden. Die spärlichen Haare haben nicht vermocht, durch ihre Schieflage eine Schuppung hervorzurufen. Auf dem Rücken und vereinzelt am Seitenbauch treten borstenartige Gebilde auf, die leicht herauszulösen sind, und ein anormales, später zu beschreibendes Haargebilde darstellen. Eine Messung an einem herausgezogenen „Borstenhaar" ergab einen Durchmesser von 180 μ. Die Länge beträgt ca. 1 mm. Die Form des Haares ist kegelförmig und unregelmäßig.

Fall 6. Als sechstes Exemplar stand mir der aus einer Kreuzung des weißgrauen Nackthundes ♂ 12 mit dem schwarzen Pintscher ♀ 15 hervorgegangene weißgraue Nackthund ♀ 27 zur Verfügung. Er wurde 2 Monate alt. Der in Formol konservierte Hund zeigte auffallend große Hautwälle, die wohl teilweise durch Schrumpfung in der Fixierflüssigkeit entstanden sind. Der Kopf, besonders um die Augen herum, in der Nähe der Schnauze und auf dem Schädeldach ist mit 1—2 cm langen dunkelbraunen Haaren (Durchmesser 30—40 μ) bedeckt, die keine Bündel- oder Gruppenanordnung erkennen lassen. Die Behaarung hört plötzlich, wie fast immer, zwischen den Ohren auf. Den ganzen Rücken entlang und den Seitenbauch bedecken 2—5 mm lange isolierte dünne schwarze Haare (30 μ), die bisweilen in Bündeln stehen. Zwischen ihnen stehen in sehr großer Zahl borstenartige, kurze, höchstens 1½ mm lange, die Haut überragende Haargebilde, deren Durchmesser meist 150—200 μ überschreitet, also selbst kräftigste Tastborsten übertrifft. Besonders häufig zeigen sie sich im letzten Rückendrittel und auf dem Schwanzansatz, wo auch kurze schwarze Haare wieder zahlreicher als auf den übrigen Rückenpartien auftreten. Der Schwanz ist von der Mitte bis zur Spitze mit braunschwarzen, ½—1½ cm langen Haaren bedeckt, während die Beine, besonders die Pfoten, kurze braune Haare tragen.

Fall 7. Der aus demselben Wurf stammende, fast 2 Monate alte schwarzgraue Nackthund ♂ 28 weist prinzipiell dieselben Verhältnisse wie ♀ 27 auf. Besonders zeigen sich (cfr. ♀ 27) auf dem Rücken und den Außenseiten der Beine neben schwarzen, teilweise in Bündeln stehende Härchen, dicke, borstenartige Haargebilde in ziemlich großer Anzahl.

Fall 8. Aus gleichem Wurfe wie ♀ 27 und ♂ 28 stammt auch ♂ 26, ein weißer Nackthund, der 3 Wochen alt wurde. Der Kopf ist mit noch nicht sehr langen (½—1 cm) Haaren bedeckt, die zwischen den Ohren aufhören. An Schwanz und Pfoten zeigt

sich beginnende Behaarung; sonst ist der ganze Körper bis auf vereinzelte Haare auf Nacken und Rücken nackt. Auf dem Rücken findet man wenige dunkle, etwas über die Haut ragende Punkte, die wahrscheinlich rudimentäre Haaranlagen darstellen. Weitere Einzelheiten konnten an dem in Formol aufbewahrten Exemplar nicht erkannt werden.

Fall 9 u. 10. Einem anderen Wurf der ♂ 12 u. ♀ 15 entstammten ein weißer (♂ 16) und ein grauer Nackthund (♀ 17), die am Tage der Geburt starben. Kopf, Schwanz und Füße bedecken ganz kurze, flaumartige Haare, wie sie bei Hundeembryonen normaler behaarter Hunde ca. eine Woche vor der Geburt sich zeigen. Der ganze übrige Körper beider Hunde ist nackt, aber dicht besät, besonders deutlich bei dem grauen Nackthunde, mit feinen Pünktchen, die embryonale Haaranlagen darstellen. Ein ganz gleiches Bild zeigte die äußerliche Untersuchung zweier 40 Tage alter Spitzembryonen, die in gleicher Weise von kleinen Pünktchen übersät erschienen.

Fall 11. Zum Schluß möchte ich noch einen aus China stammenden Nackthund erwähnen, der im hiesigen Phyletischen Museum ausgestellt ist. Dieser im ganzen äußeren Habitus ♂ 11 ähnliche Hund zeigt bezüglich seiner Behaarung Abweichungen gegenüber allen von mir untersuchten Nackthundbastarden. Der Kopf ist dicht bedeckt mit pintscherähnlichen gewellten langen Haaren, die auch ungefähr zwischen den Ohren aufhören. Während Schwanz, Füße und die Außenseite der Hinterbeine dicht behaart sind, ist der ganze übrige Körper von isoliert in 1—3 cm Abstand stehenden spiralig aufgerollten Haaren bedeckt, so daß ganz haarfreie größere Gebiete nicht vorkommen. Die Spiralhaare sind ganz dicht an den Körper gepreßt und vollständig in sich aufgerollt, wie das bei normalen Hundehaaren niemals vorkommt. Sie zeigen damit die Eigentümlichkeit, die man bei Haarrudimentation des Menschen und der Ziege (Bonnet 1892) beobachtete, wo ähnliche Aufrollungen der Haare innerhalb des Haarbalges, durch darüberliegende Lamellen des str. corn. veranlaßt auftraten. Haarstupfen oder borstenartige Haare konnte ich an dem alten Stopfexemplar nicht feststellen.

Zusammenfassung.

Wenn wir die beschriebenen Nackthundbastarde einer vergleichenden Prüfung unterziehen, so ergeben sich viele allen gemeinsame Züge. Die feine, an Gehirnwindungen erinnernde Hautfältelung haben sie alle. Werden auch bisweilen bei entsprechender Beleuchtung Schuppen vorgetäuscht, so ergibt doch eine genauere Untersuchung, daß Schuppen an keiner Körperstelle, auch nicht an den dichter behaarten Stellen vorkommen. Die von Hietel (1914) bei normal behaarten Hunden nur an den Stellen der schwächsten Behaarung festgestellten Hautwälle haben sich hier

also auch auf die Stellen ehemals stärkster Behaarung ausgedehnt. Kohn fand bei seinen Neonati starke Furchenbildung, die ich auch bei allen Nackthunden beobachtete. Seinem ausgewachsenen Nackthunde schreibt Kohn eine der Elefantenhaut ähnliche Felderung zu. Es wird sich dabei wohl um dieselben Verhältnisse wie bei meinen Hunden handeln; denn die Fältelung gibt der Haut eine gewisse Felderung (s. Taf. 8, Fig. 1).

Die von mir beobachteten Fältelungen verstärken die Vermutungen resp. Behauptungen Toldts (1908) und Hietels (1914), daß es sich in vielen Fällen bei der an normaler Säugetierhaut beobachteten Schuppung um eine Konvergenzerscheinung handelt, daß also die Schuppen nicht altererbte Überreste eines allgemeinen Schuppenkleides sind, sondern daß sie durch die schiefe Stellung der Haare, deren alternierende Anordnung auf ein früheres Schuppenkleid hindeutet, sekundär wieder hervorgerufen worden sind. Durch die Rudimentation des Haarkleides bei den Nackthunden konnte bei ihnen eine sekundäre schuppenförmige Faltenbildung nicht entstehen; übrig geblieben ist nur die sonst bloß an schwach behaarten Stellen normaler Hundehaut beobachtete regellose Faltenbildung (s. Hietel 1914).

Bezüglich der normalen Haare zeigen alle Nackthunde folgendes Bild: Auf dem Kopfe, der Schwanzspitze, den Pfoten treten sie allgemein auf in mehr oder weniger großer Dichte. Bis auf einen Fall (♂ 33) hört die Kopfbehaarung ziemlich plötzlich zwischen den Ohren auf. Der Rücken, einschließlich der Außenseiten der Hinterbeine und in geringerem Maße der Vorderbeine und meist auch des Schwanzansatzes, weist die eigentümlichsten und interessantesten Verhältnisse auf. Normale Haare kommen hier (bis auf ♂ 33) verhältnismäßig wenig vor; sind Haare in größerer Zahl vorhanden, so handelt es sich, wie ♂ 12, ♀ 13 und ♀ 18 beweisen, um anormal kurze Haare, die außerdem die Eigentümlichkeit haben, fast immer in Bündeln zu stehen. Während sonst Bündel als Rest ehemaliger Anordnung nur selten (z. B. ♂ 11 u. ♂ 33) zu finden sind, ist hier die Bündelform die Regel. Die Kleinheit der Bündelhaare macht es sehr wahrscheinlich, daß die Produktionskraft der Haut an diesen Stellen durch das Hervorbringen einer größeren Anzahl Haare an einem Punkte sich so erschöpft hat, daß diese Haare nur eine bescheidene Länge erreichen konnten.

In Bündeln stehende Haare konnten weder de Meijere (1894) noch Kohn (1911) bei ihren Nackthundbastarden feststellen.

Eine Gruppenanordnung der Haare ist selbst bei dem am weitesten vom reinen Nackthundtypus entfernten Hunde ♂ 33 makroskopisch nicht festzustellen. Ist die Rudimentation der Rückenhaare weiter fortgeschritten, so findet man neben ganz vereinzelten Haaren abnorme borstenartige Haargebilde (besonders ♀ 27 und ♂ 28). Bei allen Nackthunden aber ist die Rückenhaut von feinen Pünktchen übersät, die ganz embryonal gebliebene, eigenartig modifizierte Haaranlagen andeuten; sie sind natürlich auch am Bauch zu finden, jedoch meist erst bei mikroskopischer Untersuchung, da die Pigmentation der Haaranlagen hier schwächer ist als am Rücken. Allgemein ergibt sich also, daß bestimmte „Behaarungstypen", wenn ich mich so ausdrücken darf, an bestimmte Hautbezirke gebunden sind. Am Kopf, dem Schwanzende, den Pfoten haben sich normale Haare erhalten, während der Rücken, die Seiten, Ober- und Unterbeine bestimmte Rudimentationstypen aufweisen: kleine Haarbündel oder borstenartige Haargebilde oder nur durch Pünktchen angedeutete Rudimente, wobei aber stets auch vereinzelte Haare vorkommen, die bei ♂ 33 sogar als der beherrschende Behaarungsmodus erscheinen. Der Rücken zeigt also die schwankendsten Verhältnisse, die ihren Grund wahrscheinlich in einer keimbedingten Determinationsweise haben. Außerdem ergeben sich dadurch verschiedene Bilder, daß mit dem Alter eine Degeneration der vorhandenen Haaranlagen eintritt, wodurch das äußere Hautbild verändert wird. So finden sich die „Borsten" bei den älteren Hunden nicht mehr. Hiervon abgesehen ist aber die mehr oder weniger fortgeschrittene Entwicklung des Hautbildes sicher auch abhängig von der von Siegel (1907) festgestellten kleineren oder größeren Stärke der Haut an verschiedenen Körperstellen. So ist die Behaarung (sei sie von normalem oder rudimentärem Typus) im ersten und letzten Rückendrittel auffallend stärker als in der Mitte, was sicher seinen Grund darin hat, daß im ersten und dritten Rückendrittel nach Siegel die Haut stärker und dicker als in der Mitte ist, daß sich also dort die besten Ernährungsbedingungen für die Produktion und das Wachsen der Haare finden. Darauf ist wohl auch zurückzuführen, daß die dünne und schwache Bauchhaut nicht so weit entwickelte rudimentäre Haargebilde: wie Haarstupfen und Haarborsten am Rücken aufweist. Die notwendige Bedingung für die Art des Haarwuchses an verschiedenen Körperstellen ist also sicher im Keim gelegen, während im besonderen eine dicke, kräftige Haut die Vorbedingung für eine kräftige Behaarung resp.

weitere Entwicklung rudimentärer Anlagen ist. Einen Beweis für die Abhängigkeit der Haare von der Dicke der Haut gibt auch die Tatsache, daß bei ♂ 33 die dicksten Haare im letzten Rückendrittel auftreten, während sie in der Rückenmitte dünner sind. Allgemein ist jedoch bei den verschiedenen Hunden der Dickendurchmesser der Haare durchaus verschieden. Für die Vererbung ganz bestimmter rudimentärer Gebilde an bestimmten Stellen spricht das am Penis resp. Schamlippen beobachtete konstante Vorkommen großer schwarzer Stupfen bei ♂ 11, ♂ 12 und ♀ 18.

Die bei den Nackthunden auftretenden normalen Haare scheinen zu beweisen, daß die gewellten Pintscherhaare über die glatten Haare dominieren; so haben ♂ 12 und ♀ 13 die gewellten Haare des nackten Stammtiers, und keine von der gelb- und glatthaarigen Dackelhündin übernommen.

Zur Erklärung der durch reihenweise Anordnung der Haaranlagen resp. Haare gebildeten Streifen möchte ich eine Beobachtung K. Toldts (1912) heranziehen. Er beobachtete nämlich, daß „die in gewissen, relativ frühen Entwicklungsstadien der Hauskatze vorhandene dunkle Fellzeichnung durch verdickte Epidermisstellen markiert ist, welche als zarte schwach erhabene, lichtopake, Streifen oder reihenförmig angeordnete Strichelchen bzw. Pünktchen erscheinen". In der medianen Partie des Rückens beginnt hinter dem kaudalen Ende der Nackenzeichnung eine aus Punkten oder Strichelchen bestehende Längszeichnung, von welcher ventralziehende Reihen abgehen. An den Flanken ziehen fünf bis sechs untereinander parallele Reihen gegen den Bauch herab. Ebenso zeigen sich am Unterarm und Unterschenkel Vorläufer der späteren Querringelung. Ferner hat nach Toldt Schumacher bei Hausschweinembryonen die Zeichnung dadurch markiert gefunden, daß an den dunklen Streifen derselben entsprechenden Körperstellen die Haaranlagen früher vorhanden sind als an den lichten. Toldts und Schumachers Beobachtungen sind im Prinzip dieselben wie die von mir bei den Nackthunden festgestellten. Da bei den Nackthunden die Behaarung rudimentär geworden ist, und die einzelnen Verhältnisse an den Haaren, wie später weiter ausgeführt werden soll, und wie auch Kohn festgestellt hat, einen mehr oder weniger klaren embryonalen Charakter zeigen, so sind die bei den Nackthunden beschriebenen Haarbündel- resp. Haaranlagereihen bezüglich ihrer Deutung denen der Katzenembryonen gleichzusetzen. Interessant ist hier nur besonders, daß die beim

nackten Stammhund in Form von frühembryonalen und rudimentär abgeänderten Haarstadien auftretenden Reihen bei einem Nachkommen ihre Darstellung in Form von aneinandergereihten Haarbündeln normaler Haare finden. Dieser Vorläufer einer Querstreifung ist ziemlich ausgeprägt. Auch bei normalbehaarten Hunden, z. B. Doggen, kann man eine Querstreifung beobachten. Es wäre von Interesse festzustellen, ob auch bei anderen Nackthunden ein derartiger Vorläufer einer Zeichnung bisweilen vorkommt.

Zum Schluß möchte ich noch die bei der Untersuchung aller Nackthunde sich ergebende Tatsache festhalten, daß, wie auch schon in vielen Lehrbüchern der Hunderassen erwähnt, bei der allgemeinen Rudimentation des Haarkleides die der Sinushaare ausgeblieben ist, eine Tatsache, die auch von HENNEBERG (1915) in seiner Arbeit über die Verbreitung der Sinushaare festgestellt wird.

Mikroskopischer Teil.

Nach Besprechung der angewandten technischen Methoden stelle ich zunächst einige, für den Vergleich wichtige, an Spitzembryonen festgestellte Ergebnisse zusammen.

Material und Methoden.

Konnte in einigen Fällen das Material nicht lebenswarm zur Fixierung kommen, so war es doch möglich, es höchstens 24 Stunden nach dem Tode des Tieres in die Fixierflüssigkeit zu tun. Zuvor wurde die Haut entfettet durch Abwaschen mit 80% Alkohol. Dann wurden aus der Haut kleine Stücken geschnitten, die meist auf Korkplättchen befestigt wurden, und zwar wurden sie so gespannt, daß sie ungefähr dieselbe Fläche bedeckten, wie sie es im Zusammenhang mit der ganzen Haut taten, um später einigermaßen sichere Ergebnisse über die Dickenverhältnisse der Hautschichten zu erzielen. Andererseits wurden auch Hautstücke ungespannt in die Fixierflüssigkeit getan, die sich dann durch die Zugkraft der elastischen Fasern stark krümmten. Die Spitzembryonen wurden in toto fixiert, aber vorher durch Herausschneiden einiger Hautstückchen, die auch ungespannt fixiert wurden, der Fixierflüssigkeit Gelegenheit gegeben, besser einzudringen.

Als Fixierflüssigkeit wurde gewählt das BONINsche Gemisch (konzentrierte wässerige Pikrinsäure, Formol 40%, Eisessig im Ver-

hältnis 15:4:1), und Sublimat, Formol, Eisessig im Verhältnis 6:3:1. Als bestes Fixiermittel erwies sich das auch von A. Segall besonders gelobte Boninsche Gemisch. In dem Pikringemisch blieben die Objekte 24 Stunden, wurden von da 24 Stunden in 80%igen Alkohol gebracht, dann 24 Stunden in 95%igen Alkohol, und dann, je nach der Dicke der Objekte, 4—12 Stunden in absoluten Alkohol. Die in Sublimat fixierten Objekte wurden erst 24 Stunden in Wasser ausgewaschen und dann in immer stärkeren Alkohol gebracht, wobei zur Entfernung der Sublimatreste dem 80%igen Alkohol Jod zugesetzt wurde. Die Fixierung in Pikrinsäure erwies sich schon deshalb als geeigneter, weil die gelbe Farbe — ganz wurde das Pikrin absichtlich im Alkohol nicht entfernt — eine leichtere Orientierung beim Schneiden möglich machte. Auch machte das Pikrin das Material weicher, wie ich ebenso wie Segall feststellen konnte.

Nach Härtung im absoluten Alkohol kamen die Objekte in die Zwischensubstanz: eingedicktes Zedernöl, wo sie bis zu ½ Jahr aufbewahrt wurden, da sich herausstellte, daß ein sehr langes Verweilen im Öl besonders günstig für die Schneidbarkeit des Materials war. Von da kamen dann die Objekte in Chloroform, in das feingeschabtes Paraffin hineingeschüttet wurde. Dort blieben sie 24 Stunden, warm aufbewahrt. Zum Schluß kamen sie 4—12 Stunden in den Thermostaten, und zwar in bei 55—57° schmelzbares Paraffin. Ein 24stündiger Aufenthalt in Paraffin, der nach B. Rawitz unschädlich sein soll, erwies sich als gänzlich ungeeignet, da das Material nach so langem Verweilen in Paraffin einfach zerbröckelte. Die Dicke der Schnitte betrug 5—15 μ. Um eine Orientierung zu haben, waren die Hautstücke schon in der Streichrichtung der Haare beim normalen Hunde herausgeschnitten, so daß es gelang, eine ganze Anzahl senkrechter Schnitte durch Haaranlagen zu erzielen, so besonders bei ♂ 33, wo die Haaranlagen die normale schräge Richtung beibehalten hatten. Die meisten Anlagen fielen allerdings deswegen nicht in die Schnittebene, weil sie häufig gekrümmt waren und meist auch nicht eine allgemeine gleiche Richtung inne hatten. Zur Orientierung für die Schnittrichtung konnten auch bisweilen die durch die Aufhellung in Zedernöl hervortretenden dunkel pigmentierten Anlagen benutzt werden.

Der Schneidbarkeit taten sehr häufig abnorme borstenartige Haargebilde Abbruch, die selbst meist zerrissen, aber auch das benachbarte Gewebe zerstörten. Die Schärfe des Messers litt

unter diesen Verhältnissen sehr, und es mußte oft gewechselt werden.

Zur Färbung wurden Hansen-Delafield-Hämatoxyline in Verbindung mit Eosin, Eosinersatz, van Gieson und Orange G benutzt. Zur Sichtbarmachung elastischer Fasern wurde Resorcin-Fuchsin in Verbindung mit Borax-Karmin angewandt.

Alle Schnitte wurden mit Eiweißglyzerin aufgeklebt.

Außer dem selbst fixierten Material wurden mir von Herrn Prof. Plate in liebenswürdigster Weise gleichfalls in dem Pikringemisch fixierte Hautstücke des ♀ 27 zur Verfügung gestellt, die ein langer Aufenthalt in Zedernöl besonders geeignet für gute Schnitte machte. Außerdem stellte mir Herr Prof. Plate noch eine Anzahl fertiger Schnitte zur Verfügung.

Histologische Untersuchung der Haut zweier Spitzembryonen.

Ich gehe nun zur Beschreibung der von mir untersuchten Spitzembryonen über. Sie stammten von einem kleinen schwarzhaarigen Zwergspitz (♀), der von einem gleichalterigen gelbhaarigen Zwergspitz gedeckt war. Das Muttertier wurde am 41. Tage der Tragzeit abgetötet. Ich hätte gerne Haarstadien gehabt, wo bereits ein kegelförmiges, verhornendes Haar vorhanden war, um die Analyse der Entwicklung beim Hundehaar fortzusetzen, die J. Okamura (1899) begonnen hatte; da aber aus Vergleichen mit Angaben über andere Säugetiere nicht zu entnehmen war, wann ich das Muttertier hätte abtöten müssen, um bei den Embryonen das von mir gewünschte Haarstadium vorzufinden, so gelang es mir nicht, den richtigen Zeitpunkt zu wählen. Die 40 Tage alten Embryonen zeigten nur Haaranlagen, die erst auf der Entwicklungsstufe der von Okamura beschriebenen angelangt waren. Einige Abweichungen von den Ergebnissen Okamuras und die Wahrscheinlichkeit, daß reinrassige Hundeembryonen für eine exakte Untersuchung nicht oft zur Verfügung stehen dürften, was sicher bei den verschiedenen Haarsorten der einzelnen Hunderassen von Wert wäre, lassen es angezeigt erscheinen, meine Befunde mitzuteilen.

Bei Betrachtung der Rückenhaut fallen unter anderen von Okamura beschriebenen, schräg in das Bindegewebe vordringenden Epithelzapfen, auch vereinzelte primitivste Haaranlagen auf, bei denen eine Anhäufung von Bindegewebeszellkernen seitlich des sich gerade bildenden, schwach gegen das Corium vorgewölbten Keims,

nicht zu finden ist, sondern direkt senkrecht unter der Anlage (s. Taf. 9, Fig. 3). Diese dicht liegenden Bindegewebskerne, die eine Papillenanlage (pap. a.) vorstellen, zeigen meist, wie auch Okamura festgestellt hat, eine rundliche Form. Das Epithel ist stellenweise, besonders über den Haaranlagen von flachen verhornten Zellen bedeckt, die meist noch einen Kern enthalten, und die den Beginn der Bildung des str. corn. anzeigen. Das str. int. besteht aus 1—2 Zellagen, worunter sich das str. cyl. durch seine stärker tingierten Zellen und Kerne und deren palisadenartige Anordnung andeutet. Die Haaranlagen stehen nicht alle auf der gleichen Stufe der Entwicklung. Einige beginnen sich eben zu bilden und sind nur durch eine schwache Convexität des Epithels gegen das Corium zu erkennen, während andere bereits ziemlich weit ins Corium, und zwar stets schräg vorgedrungen sind. Bei den primitivsten Anlagen (s. Taf. 9, Fig. 3) ist eine Verlängerung der Kerne des str. cyl. zu beobachten und eine meilerförmige Anordnung derselben. Über dem str. cyl. bildet sich eine neue Zellschicht, deren Plasma dieselbe Färbung wie die der Zylinderschicht hat, woraus Stoehr (1904), der das zuerst beschrieb, den Schluß zog, daß diese Schicht der letzteren ihren Ursprung verdankt. Häufige Kernteilungsfiguren im str. cyl. bestätigen diese Ansicht, eine Beobachtung, die auch A. Segall (1918) beim Meerschweinchen gemacht hat. Bisweilen zeigt sich, durch die lebhafte Zellvermehrungstätigkeit und Verlängerung der Zylinderzellen bei Bildung des Keims bedingt, eine ganz schwache Hervordrängung der oberen Keimschichtzellen über das allgemeine Hautniveau, die aber niemals den halben Durchmesser einer Intermediumzelle überschreitet. Dasselbe haben auch Maurer (1895) und Okamura beobachtet. In Taf. 9, Fig. 4 (vgl. Taf. 9, Fig. 3) ist eine allerprimitivste Keimanlage zu sehen, die deutlich die schiefe Lage der meilerförmig angeordneten Zylinderzellen erkennen läßt und vor allem die seitliche, der Richtungsachse der Zylinderzellenschicht im Keim entsprechende Anhäufung von Bindegewebszellen. Das also ist der normale, bei weitem häufigst vorkommende Anlagetypus des später schief wachsenden Haarkeims. Das Vorkommen von Anlagen mit einer senkrechten — ganz der senkrechten Richtungsachse der Zylinderzellen entsprechenden — Anhäufung von Bindegewebszellen (s. Taf. 9, Fig. 3) erweist die Behauptung Okamuras als unrichtig, daß nämlich die einseitig dichter angeordneten Bindegewebszellen die eigentliche erste Papillenbildung darstellen und daß, wo der Epidermiszapfen senk-

recht ist, doch die einseitige Anordnung vorhanden sein wird, und dadurch die Schiefrichtung der Haarkeime bedingt ist. Denn der in Taf. 9, Fig. 3 abgebildete Anlagetypus kommt vereinzelt zwischen sonst allgemein schiefen Anlagen vor; da die ausgebildeten Haare außer an den Stellen der Haarwirbel und -kämme später die gleiche schiefe Richtung haben, ist anzunehmen, daß auch die senkrechten Anlagen später die schiefe Lage einnehmen werden. Es ergibt sich, daß die dichtere Anhäufung von Bindegewebszellen durch die Druckrichtung des wachsenden Keimes bedingt ist, die bei manchen eben erst mit der Zeit deutlicher in Erscheinung tritt.

Ich muß daher die Behauptung Okamuras, daß die Bedingungen zur Schiefrichtung sowohl im Epithellager als in dem dasselbe umgebenden Substrat der mesodermalen Elemente gelegen ist, dahin einschränken, daß bei weiterem Wachstum des Keimes, wenn er für die Dicke der Haut eine verhältnismäßig zu große Länge erreicht, wohl auch die Art und Größe der Schieflage von dem umgebenden Substrat abhängig ist, daß aber bei der ersten Anlage des Keims für die Schieflage nur die vom Epithellager ausgehenden Druckkräfte maßgebend sind, und dadurch die Lage der Bindegewebszellanhäufung bedingt ist, nicht umgekehrt. Die seitliche Lage der Bindegewebszellen muß entstehen, wenn sie nicht ganz gleichmäßig unter dem vorwachsenden Epidermiszapfen liegen und daher auf einer Seite stärker gedrückt und zur Teilung gereizt werden. Eine so extrem seitliche Anhäufung der Papillenanlagezellen, wie sie Okamura für das Kaninchen in Taf. 9, Fig. 3 ganz links abbildet, habe ich bei meinen Hundeembryonen niemals gefunden.

In Taf. 9, Fig. 5 ist schon ein etwas ins Corium eingedrungener Keim abgebildet, der deutlich die bei größeren Keimen allgemein beobachtete Schieflage zeigt, indem der Keim an der einen Seite schon bedeutend weiter in das Bindegewebe gewuchert ist. Am Ende des Keimes sind Bindegewebszellen in mehrfacher Lage dicht angehäuft, die später die Papille und die bindegewebige Hülle des Haarbalges bilden. Taf. 9, Fig. 6 zeigt einen noch weiter entwickelten Haarkeim, der unten kolbig verdickt ist und die allererste schwache Eindellung der sich bildenden Haarpapille aufweist. In der Nähe der Papillenanlage sind Blutgefäße und -kapillaren zu sehen, die überall in der Nähe der Haarkeime vorkommen. Überhaupt ist die Haut außerordentlich reich durchblutet. Als sehr bemerkenswert ist festzustellen, daß dies schon weiter vor-

geschrittene Stadium am Bauch gefunden wurde, wo ich zwar auch primitivste Anlagen beobachtete, aber doch meist solche, die sich in ihrer Entwicklung schon dem Stadium näherten, wie es Taf. 9, Fig. 6 zeigt. Da allgemein bekannt ist, daß abgesehen von den Sinushaaren, die stets in der Entwicklung am weitesten voran sind, die Haare des Kopfes und Rückens die Neigung haben, früher durchzubrechen als die des Bauches, so ist es sehr auffallend, daß hier die Bauchhaaranlagen im Durchschnitt schon mindestens ebensoweit als die des Kopfes und Rückens entwickelt sind. Das beweist, daß bei so frühen Stadien ein Vorsprung in der Entwicklung der Haaranlagen am Kopf und Rücken noch nicht zu finden ist, diese schnellere Entwicklung also erst auf einem späteren Stadium eintritt.

Bei größeren Anlagen fand ich bisweilen einen Bindegewebshöcker, besonders am Kopf. Ich bin der Überzeugung, daß dieser Höcker nicht primär angelegt ist, sondern daß er durch die Druck- und Zugwirkungen des wachsenden Keimes hervorgerufen wird. Er befindet sich nämlich stets (schwach angedeutet bei Taf. 9, Fig. 5 und 6, Hck) an der Seite des Keimes, der in spitzem Winkel zur Epidermis liegt, so daß es den Anschein hat, als drücke der oft noch schiefer als in Fig. 6 liegende Keim das zwischen ihm und der Epidermis liegende Bindegewebe nach oben beiseite, so daß ein Höcker entsteht; an der anderen Seite des Keimes gehen nämlich die Zylinderzellen in flachem Bogen in die der Epidermis über, die hier nicht die geringste Erhebung zeigt. Größere Bindegewebshöcker, wie sie Okamura gefunden hat, fand ich auch vereinzelt am Kopf in der Nähe der Schnauze. Bei diesen eigentlichen, primär angelegten Bindegewebshöckern, die nicht durch die Wachstumsvorgänge des Keims hervorgerufen sein können, senken sich die Keime meist von der Mitte des Höckers in die Tiefe. An anderen Körperstellen fand ich derartige Höcker nicht, sie beschränken sich auf den Kopf, und treten, wie auch Okamura festgestellt hat, nur vereinzelt auf.

Zahlreiche Keime zeigen, durch lebhafte Zellvermehrung bedingt, ein leichtes Anschwellen gegen das untere Ende zu; niemals aber kommt eine melonenförmige Gestalt zustande, wie sie A. Segall (1918) für das Meerschweinchen beschreibt; die Keime sind sogar meist zylindrisch. Eine melonenförmige Gestalt wird höchstens durch Schrägschnitte vorgetäuscht. Konstant ist aber eine bauchige Ausbuchtung des Keims am unteren Ende, wenn er schon weiter in die Tiefe gewuchert ist, auch wenn noch

keine Abflachung durch die sich bildende Papille vorhanden ist. Die in Fig. 6 ganz leicht konkave Abflachung seitlich des Keimes, nicht in der Verlängerung der wachsenden Anlage, deutet auf die später bei vielen Hundehaaren eintretende Knickung über der Haarwurzel hin.

Die Sinushaaranlagen sind schon bedeutend weiter entwickelt. Deutliche Bindegewebshöcker lassen die Anlagen schon mit bloßem Auge erkennen. In Taf. 9, Fig. 7 gebe ich eine Sinushaaranlage wieder. Da sie leicht gekrümmt ist, so ist der untere Teil schräg abgeschnitten. Die Papille, die auf der Zeichnung nicht zu sehen ist, ist breit angelegt, eine klammerartige Umfassung hat nicht stattgefunden. Das str. int. ist hier in der Nähe der Lippe sehr stark entwickelt und 4—5 Zellschichten stark, die sich durch das glashelle Plasma deutlich von den bläulich gefärbten der Zylinderzellenschicht (str. cyl.) abheben. Die Anlage ist von einem riesigen bindegewebigen Balge umgeben, der vorerst noch aus rundlichen Zellen mit rundlichen Kernen besteht. Im oberen Teil der Anlage ist in der Mitte ein mit langgestreckten, längs des Keims orientierten Zellen versehenes Haar flach angeschnitten, das mit einer kleinen Kappe über die an beiden Seiten leicht sich einsenkenden obersten Keimschichtzellreihen hinausragt. Die Schnittserie ergibt, daß wir es mit einem über der Papille ansetzenden, den ganzen Keim bis an die Spitze in fast gleichbleibender Breite durchziehenden Haar zu tun haben, dessen Elemente nur schwach gegen die Spitze konvergieren. Die oben verhornten Teile des Haars und der inneren Wurzelscheide lassen sich nicht gegeneinander abgrenzen. Die Kappe ist mit rundlichen Zellen erfüllt, die stark mit Keratohyalinkörnermassen angefüllt sind. Bis an die Kappe reichen die langgestreckten Kerne des verhornenden Haars. Die Kappe entspricht der von SEGALL (1918) beschriebenen, die sich ganz unabhängig vom Haar anlegen soll. Die Zellen der Kappe sind bläulich gefärbt und heben sich von den angrenzenden Zellen der glashellen Intermediumzellen ab. Stets ragt die Kappe über die Haut heraus, und stets sind die angrenzenden Zellreihen leicht eingesenkt. Ebensowenig, wie sich das Haar von der inneren Wurzelscheide abgrenzen läßt, ebensowenig zeigen sich Pigmentkörnchen in diesem Stadium, wie das SEGALL und BACKMUND für die Körperhaare beschreiben. Leider fand ich keine Stadien, wo die Verhältnisse weiter, resp. noch nicht so weit entwickelt waren, ich kann also über die Art des Durchbruchs ebensowenig wie über die Entwicklung der Haar-

scheiden etwas aussagen. Bei dem zweiten Embryo war es überhaupt noch nicht zur Bildung eines Haarkegels gekommen. Ob der Durchbruch der Körperhaare des Hundes, mit Bildung einer ebensolchen, über die Körperhaut ragenden Kappe vor sich geht, wäre noch zu untersuchen.

Histologische Untersuchung einiger Nackthunde.

Zur Untersuchung der histologischen Verhältnisse der Nackthundhaut übergehend, möchte ich vorweg bemerken, daß ich die Ergebnisse, vom jüngsten Hund anfangend, bespreche.

Fall 1. ♀ 17. Von dem am Tage der Geburt gestorbenen grauen Nackthund ♀ 17 wurde ein Stück Haut aus der Rückenmitte, ein Stück vom Bauch und eins vom Kopf untersucht.

Die Rückenhaut. Das str. germ. hat eine ungefähre Dicke von 20 μ, das in fast ununterbrochenen Lamellen sich hinziehende str. corn. weist bei Anwesenheit von ca. 10 Lamellen ungefähr dieselbe Dicke auf, allerdings ist hier zu berücksichtigen, daß, da stellenweise das str. corn. abgescheuert war, die Hautdicke wechselte. Das in 2—3 Lagen sichtbare str. gran. ist ca. 4 bis höchstens 9 μ dick und sehr deutlich abgesetzt, wie das auch Kohn gefunden hat. Ein str. luc. fehlt. Über der Keratohyalinkörnerschicht des str. gran. liegen direkt die lockeren Lamellen des str. corn. Im str. germ., dessen Dicke zwischen 20 und 35 μ schwankt, ist das str. cyl. sehr deutlich ausgeprägt. Das Corium erreicht in seinem Maximum eine Dicke von 320 μ. Da die ganze Haut in kurzen Abständen Dickenschwankungen durch wellige Profilierung aufweist, die aber nichts mit Coriumpapillen zu tun haben, sondern Querschnitte von Hautfalten sind, so läßt sich eine genaue Dickenermittelung nicht erzielen; der ungefähre Durchmesser wird ca. 250—300 μ betragen. Im Corium finden sich sehr reichlich Kerne, besonders nach der Oberfläche zu, fast in einer Menge wie in der Embryonalhaut der beiden untersuchten Zwergspitze. Die Bindegewebsfasern streichen besonders regelmäßig dicht unter der Keimschicht, deren welligem Verlauf sie parallel laufend folgen. Einen Papillarkörper hat das Corium nicht gebildet. Nach Jess (1896) soll auch die behaarte Haut des Hundes keinen Papillarkörper haben, im Gegensatz zur Behauptung L. Chodakowskis (1871). Nach neueren Autoren kommt aber bei normalbehaarter Hundehaut doch ein str. pap. zu (so Heller 1910). Ich habe jedoch an dichtbehaarter Hundehaut keinen Papillarkörper entdecken können. Die Subcutis mit ihrer Muskellage ist ca. 80 μ dick und nur undeutlich gegen das Corium abgesetzt. Die Gesamtdicke der Haut beträgt etwas über 400 μ, ist also verhältnismäßig sehr dünn. Kohn, der bei seinen Neonati ähnlich kleine Werte fand, führt das auf das Fehlen der Haare zurück und auf den Mangel an Fett. Meiner Ansicht nach ist die außerordentlich zarte Beschaffenheit noch in einigen anderen Umständen begründet. So deutet der Kernreichtum des Coriums embryonale unentwickelte Verhältnisse an. Abgesehen

davon ist auch das Alter zu berücksichtigen; es ist als sicher anzunehmen, daß die Dicke der Haut in der ersten Lebenszeit noch zunimmt. So haben sowohl KOHN als ich für die älteren Hunde durchweg viel größere Werte gefunden, die denen normaler Hundehaut vollkommen entsprechen. Außerdem ist die Tatsache zu berücksichtigen, daß die Nackthunde mit Hunden aus warmen Ländern verwandt sind — so wird tropischen Windhunden eine sehr dünne Haut zugeschrieben (s. BREHM). Sehr große Unterschiede in der Hautdicke bei den Nackthunden werden auch in einer erblichen Sonderung ihren Grund haben. Einen einigermaßen exakten Vergleich könnte man nur ziehen, wenn man gleichalterige Nackthunde und behaarte Hunde eines verwandten Typus miteinander vergliche. Wie schwierig und fast unmöglich aber ein Vergleich von Hautstücken zwischen verschiedenen Hunden ist, zeigt die tabellarische Zusammenstellung SIEGELS (1907), der die Hautdicke von 15 verschiedenen Hunden und verschiedenen Körperstellen miteinander verglichen hat, und der z. B. für die Hautdicke im ersten Rückendrittel bei zwei gleichalterigen Dachshunden gleichen Geschlechts die Werte 3,5 mm und 1,2 mm fand.

Die schon erwähnte, durch keimgebundene, unbekannte Kräfte hervorgerufene Hemmung der Haarentwicklung hat ein sehr interessantes Bild ergeben. In das nicht mehr wie beim Embryo zellige Bindegewebe, sondern schon mehr faserige, dem Alter des Tieres entsprechende Gewebe des Coriums sind vom str. germ. Keime gewuchert, die sich durch basale Anhäufung von Bindegewebskernen als typische embryonale Haaranlagen erweisen und die, genau wie beim normalen Embryo, verschieden weit entwickelt sind; d. h. es finden sich solche, die erst wenig ins Bindegewebe gewuchert sind, während andere schon eine erhebliche Länge erreicht haben. Die bei frühen Stadien auch vereinzelt beim Hunde auftretende schwache Anschwellung der Haarkeime findet sich selten; meist sind die Keimzapfen ganz zylindrisch und in allen Höhenlagen gleich dick. Auch bei den weiter ins Corium gewucherten größeren Haarkeimen findet man nie eine birnenförmige Gestalt, wie sie beim Spitzembryo oft beobachtet wurde. Während bei sehr vielen Anlagen nichts Abweichendes von einer normalen Anlage außer der allgemein vorhandenen, auf diesem Stadium sonst noch nicht vorkommenden starken Pigmentierung, sehen wir bei sehr vielen Anlagen das stark ausgeprägte str. gran. über ihnen verdickt. Die in Taf. 9, Fig. 8 wiedergegebene Anlage zeigt deutlich Pigmentierung (pig.) sowohl des Keimes, besonders am basalen Teil, immer die Kerne dicht umgebend, bisweilen auch ganze Zellen ausfüllend, als auch zwischen den Bindegewebszellen in der Nähe des Haarkeims. Am dichtesten ist das Pigment um die Bindegewebskerne der Papillenanlage gelagert, die vom Keim den größten Abstand haben, während sonst in der ganzen Bindegewebszellanhäufung kein Pigment zu finden ist. Diese Kerne sind, wie auch aus der Figur hervorgeht, gestreckter und länger als die unmittelbar der Basalmembran anliegenden. A. SEGALL (1918), der dasselbe beim Meerschweinchen beobachtete, führt das auf den Druck des umgebenden Bindegewebes zurück. Hier ist die Abplattung stärker, da das faserige Bindegewebe

einen stärkeren Druck ausübt als das zellige. Das Pigment ist sonst im allgemeinen spärlich vertreten. Zwischen den Bindegewebsfasern in der Nähe der Keimschicht findet man bisweilen in feiner Linie angeordnete Pigmentkörnchen. Im Epithel ist das Pigment besonders in den Zylinderzellen vorhanden, meist staub- und körnchenartig, weniger in den Intermediumzellen. Überaus kräftig kann die Pigmentierung aber nicht genannt werden; denn eigentliche Pigmentzellen sind sehr selten. Im str. corn., besonders über den Haaranlagen, sind auch einzelne spärliche Pigmentkörnchen zu finden. Eine von F. G. Kohn beobachtete Körnelung des str. corn. durch Kernreste und andere Einschlüsse ist hier auch festzustellen.

Die in Taf. 9, Fig. 8 abgebildete Anlage zeigt eine sehr deutliche Verdickung des str. gran. Wenn wir damit andere Haarstadien sowohl dieses Hundes wie aller anderen Nackthunde vergleichen und sehen, wie die Verdickung des str. gran. fortschreitet und sich allmählich die Lamellen des str. corn. vermehren und sich schließlich samt dem str. gran. in den Keim einsenken, so weit sogar, daß sie einen langen, schlanken Haarkeim fast bis ans untere Ende ausfüllen, so haben wir eine volle Entwicklungsreihe der Nackthundhaarstadien frühembryonaler Stufe von fast normaler Beschaffenheit bis zu den auch von Kohn als besonders typisch beschriebenen Keimen mit einem sie ausfüllenden Hornlamellenpfropf. Der in Fig. 8 wiedergegebene Haarkeim zeigt übrigens auch die auf dieser Entwicklungsstufe häufig vorhandene allmähliche Verbreiterung nach dem unteren Ende zu, die auf den starken, gegen den wachsenden Keim gerichteten Druck des faserigen Bindegewebes zurückzuführen ist, während bei Haarkeimen normaler Hundehaut eine solche gleichmäßige Verbreiterung nicht zu bemerken ist, sondern mehr eine birnförmige Anschwellung, die durch stärkere Zellproduktion bedingt ist, andererseits aber unten stark konvex abgegrenzt ist, da das noch zellige Bindegewebe keinen allzustarken Druck ausüben kann. Da die Hornpfropfstadien bei den später zu besprechenden Hunden besonders ausgeprägt sind und die bei diesem Hunde vorkommenden sich im Prinzip von ihnen durch nichts unterscheiden, so soll später ein genaueres Bild von ihnen gegeben werden. Als einer der auffallendsten Unterschiede gegenüber den von Okamura und mir beschriebenen Anlagen ist festzustellen, daß, wenn auch einige Haarkeime schräg ins Corium dringen, die meisten doch senkrecht ins Bindegewebe wuchern; einige finden sich auch, die leicht gekrümmt sind, und die schräg angelegten bevorzugen durchaus nicht eine Richtung. Die von mir als im Epithellager bei Hundehaaranlagen angenommene gleichsinnige Richtungsbestimmung ist also hier nicht vorhanden und hat einem mehr oder weniger direktionslosen Wachstum Platz gemacht. Bei einigen Anlagen ist auch eine schwache Eindellung, die sich bildende Haarpapille, vorhanden, und zwar sowohl bei Anlagen, die sonst normale Verhältnisse aufweisen, als auch bei solchen, in die das str. corn. eingewuchert ist. Schlanke Zapfen, die am unteren Ende keine Bindegewebszellanhäufung aufweisen, lassen sich unschwer als Schweißdrüsenanlagen deuten, die sich vom Haar freigemacht

haben, und selbständig, meist in der Nähe der Haaranlage, münden. Ähnliche Gebilde erwähnt KOHN. Irgendwelche Differenzierungen sind an diesen Schweißdrüsenanlagen nicht festzustellen. Dreimal konnten Anlagen beobachtet werden, die, oben getrennt voneinander angelegt, unten aber zusammengeschweißt waren (s. Taf. 9, Fig. 9). Und zwar erwies sich die eine der beiden Anlagen als ziemlich weit entwickelt und verhältnismäßig breit und kräftig. Ein verhornter Haarschaft hat sich, wie die Schnittserie zeigt, bereits angelegt. Der Haarknopf zeichnet sich durch großen Pigmentreichtum aus. Die Form der Papille ist nicht zu erkennen. Der Haarschaft hat die Hautoberfläche noch nicht erreicht, trotzdem die über ihm befindlichen verhornten Zellen des Balges zerfallen sind und den Weg freigemacht haben. Tief senkt sich das str. gran. ein. Der zweite Keim mit Hornlamellenpfropf ist schlanker und kürzer und verschmilzt seitlich mit seinem unteren Ende ungefähr im unteren Drittel der größeren Haaranlage, so daß der untere Teil der kleinen Anlage wie eine Hervorwölbung der ersten aussieht. Um beide Anlagen zieht sich in zwei- bis dreifacher Schicht ein bindegewebiger Balg, der auch in derselben Breite um das untere Ende der kleineren Anlage zieht, ohne daß eine größere Anhäufung von Kernen unter dieser Anlage eine Papillenanlage andeutet. Eine Differenzierung in Ring- und Längsfaserschicht ist nicht zu beobachten. Wenn es sich um normale Verhältnisse handelte, so würde das Bild, das die beiden Anlagen bieten, einem unechten Haarbündel nach der Terminologie DE MEIJERES in der Hauptsache entsprechen, das dadurch zustande kommt, daß streckenweise Bälge miteinander verschmelzen, oben aber frei münden. Hier handelt es sich aber sicher um durch den Hemmungsfaktor hervorgerufene, nicht näher analysierbare Verhältnisse. Aus der Verfolgung der Schnittserien aller drei gleichen Anlagen ergibt es sich auch ganz klar, daß es sich nicht um Artefakte handelt, die durch Faltung oder schlechte Schnittführung hervorgerufen worden sind. Gleich dem eben beschriebenen größeren Haarbalg treten zwischen den auf primitiver Stufe stehengebliebenen Anlagen große und kräftig entwickelte Anlagen mit einem ausgebildeten Haar auf, das aber die Hautoberfläche noch nicht erreicht hat. In Taf. 9, Fig. 10 bilde ich einen solchen Haarbalg ab, der bei einer Breite von 100—120 μ sich 350 μ in die dünne Haut einsenkt und dessen unterer Teil nicht in den Schnitt gefallen ist, da der Haarknopf, wie oft bei Hundehaaren, abgeknickt ist. In der Figur sieht man den unteren Teil des Haarschaftes gebildet von Zellen mit Kernen, die sich weiter aufwärts aufhellen; die 2—3 Kernkörperchen sind aber noch deutlich zu erkennen. Diese den unteren Teil des Haarschaftes ausmachenden, stark pigmentierten Zellen mit rundlichen Kernen gehen ziemlich plötzlich in den gleichmäßig braungefärbten verhornten Haarschaft über, wobei die Zellen, besonders um die Zellkerne herum, von Staub- und Körnchenpigment dicht angefüllt sind. Die Zellkerne sind fast ganz verschwunden; bisweilen kann man sie noch an der in dünner Linie sichtbaren Kernmembran erkennen, meist sind sie aber nur durch sie umgebende Pigmentkörnchen markiert. Weiter oben ist der Haarschaft zentral

getroffen, die Haarrindenzellen — es handelt sich hier nur um solche, Mark ist nicht vorhanden — zeigen die typische Abplattung, indem ihre Elemente längs des Follikels orientiert sind. Die Spitze des Haars bis ziemlich weit hinab ist von einer homogenen, verhornten Schicht umgeben, die nur an der Spitze einige faserige Elemente erkennen läßt. Einzelne Kernreste sind zu erkennen. Diese homogene Schicht ist von einer keratohyalinkörnerhaltigen abgerissen, die sich kontinuierlich bis an die Mündung des Balges fortsetzt und dort in das str. gran. umbiegt. In ihrer Gesamtheit ist die Keratohyalinkörnerschicht wohl als eingewuchertes str. gran. aufzufassen. Die stärkste Ausbildung hat diese Schicht in der Höhe der Haarspitze, wo große Keratohyalinkörnermassen mit teils riesigen, die Größe der Kerne übertreffenden Keratohyalinkörnern eine überaus starke Verhornungstätigkeit anzeigen. In der Höhe der Haarspitze haben sich von dieser Schicht in großen Massen Hornlamellen abgelöst, die noch ganz erfüllt sind mit Einschlüssen, besonders von Kernresten und Kernen. Diese teilweise zerrissenen, stark gefärbten Hornlamellen gehen ohne Grenze in das str. corn. über und sind, wenn wir die den Balg auskleidende Keratohyalinkörnerschicht als str. gran. auffassen, dem str. corn. zuzurechnen. Die das Haar umgebende, fast homogene Hornmasse wäre ohne weiteres als verhornte innere Wurzelscheide (I.W.) aufzufassen, aber durch das Einwuchern des str. gran. und des str. corn. sind die Verhältnisse nicht klar zu erkennen. Bei diesem fortgeschrittenen Haarstadium sind die bei den primitiven Stadien auftretenden Eigentümlichkeiten des Einwucherns von str. gran. und str. corn. erhalten geblieben; sie machen außerdem einen eigentlichen Durchbruch des Haares unnötig, da die über der Haarspitze befindlichen Schichten in Hornlamellen zerfallen sind. Im unteren Teil des Balges können bei Verfolgung der Schnittserie Zellen der inneren Wurzelscheide, eine Scheidencuticula und eine Haarcuticula mit schräg nach außen aufwärts gestellten Zellen deutlich unterschieden werden. Im oberen Drittel der Anlage zeigt sich an der einen Seite eine Ausbuchtung, indem die Zylinderzellen der äußeren Wurzelscheide mit ihrer Längsachse gegen einen Mittelpunkt gerichtet sind, während im Innern Zellen mit mehr rundlichen Kernen liegen. Einzelne Zellen sind pigmentiert. Trotzdem sich keine Plasmadegeneration zeigt, weist die Art der Anlage wohl darauf hin, daß es sich um eine Talgdrüsenanlage handelt. Der bindegewebige Haarbalg ist gut ausgebildet, enthält jedoch nur längs des Follikels orientierte Elemente. Ein m. arr. p. fehlt. An einem ähnlichen Haarstadium war die Papillenform gut zu erkennen; sie zeigte eine oval-längliche Gestalt und war spitz ausgezogen.

½ Dutzend ähnlicher Stadien beweisen, daß es sich bei der Loslösung des Haarschaftes, wenigstens im unteren Teil, um ein Kunstprodukt handelt, da alle sonst dicht eingebettet sind in eine verhornte Schicht, die sich nicht vom umgebenden Gewebe losgelöst hat. Der Durchbruch beim normalen Hundehaar geht wahrscheinlich anders vor sich; diese Art der Durchbruchsvorbereitung ist sicher eine Folge der abgeänderten Verhältnisse bei der Nackthundhaut. Überhaupt sind

ja die Arten des Haardurchbruches sehr verschieden bei verschiedenen Tieren (vgl. STOEHR (1904), MARKS (1895), SEGALL (1918) u. a.). An Muskeln sind im Corium nur einzelne kurze, zarte, horizontal verlaufende Stränge mit langgestreckten Kernen zu beobachten. An Blutgefäßen ist die Haut ziemlich arm.

Die Bauchhaut. Als Dickenwerte ergeben sich hier für das str. corn. 20—30 μ, str. gran. 4—8 μ, str. germ. 24 μ, Corium 220 μ, Subcutis 80 μ, als Gesamtdicke der Haut 350—370 μ, ein etwas kleinerer Wert als am Rücken, normalen Verhältnissen dadurch entsprechend, als allgemein die Bauchhaut dünner ist als die Rückenhaut (SIEGEL 1907), wenn auch hier ein so enormer Unterschied wie bei den von SIEGEL untersuchten Hunden nicht festzustellen ist. Bei Betrachtung der Haaranlagen zeigt es sich, daß die meisten noch auf einer früheren Entwicklungsstufe als die des Rückens stehen geblieben sind, insofern, als nur kurze Keimzapfen auftreten, meist der Form, wie sie in Taf. 9, Fig. 7 abgebildet ist. Außer diesen findet man hier am Bauche häufig Haaranlagen, in denen eine primitive Anlage an der einen Seite eine Sekundäranlage aus sich hervorgehen läßt. Es kommen aber alle Übergänge bis zur fast vollen Selbständigkeit der kleineren Anlage vor (Taf. 9, Fig. 11). Stets zeigt auch der kleinere Keim am unteren Ende eine Anhäufung von Bindegewebszellen, allerdings in einem der geringen Größe des Keimes entsprechenden Ausmaße; die Bindegewebszellanhäufung steht also in einem gewissen mechanischen Abhängigkeitsverhältnis von der Größe der Anlage. Die kleinere Anlage ist wohl als Beihaaranlage aufzufassen. Bei normalen Hundehaaranlagen treten solche Verhältnisse nicht auf, da die Sprossung von Sekundärkeimen erst bei weiterer Entwicklung der Primäranlagen eintritt. Die Pigmentierung der Keime ist geringer als die am Rücken. Im str. germ. findet sich nur in größeren Abständen in einzelnen Zellen wenig staubartiges Pigment. Im Corium fehlt Pigment vollständig. Haarkegelstadien und Haare hat die Bauchhaut nicht aufzuweisen.

Kopfhaut. Schnitte durch die behaarte Kopfhaut ergeben, daß neben vollkommen normalen Haaren mit Mark und Talgdrüsen auch vereinzelte Hemmungsstadien primitiver Art auftreten. Die normalen Haare zeigen auch die übliche Schrägstellung.

Fall 2. ♂ 16. Von dem aus demselben Wurfe wie ♀ 17 stammenden weißen Nackthunde ♂ 16 wurde die Haut der Rückenmitte und des Bauches untersucht.

Rücken. Die Dicken- und sonstigen Verhältnisse der einzelnen Hautschichten entsprechen denen des ♀ 17 vollständig. Die Pigmentverhältnisse sind die gleichen wie bei der Bauchhaut des ♀ 17. Etwas öfter als bei ♀ 17 trifft man hier Haaranlagen, wo gerade eine Eindellung des Zapfens durch die sich bildende Papille zu beobachten ist, und zwar sind es stets breite kräftige Zapfen, wo man solche Verhältnisse findet, nie bei langen, schlanken Keimen. Ferner kommen hier genau wie an der Bauchhaut von ♀ 17 Keime mit Sekundärsprossen vor; die Beihaaranlage als solche wird erwiesen durch Binde-

gewebszellanhäufung am unteren Ende. Neben diesen kommen aber viele Haaranlagen vor, die auch Sekundärkeime zeigen, unter denen keine Bindegewebszellanhäufung zu finden ist, so daß dieselben als Schweißdrüsenanlagen aufzufassen wären. Das Nebeneinandervorkommen von Sekundärkeimen mit und ohne Papillenanlage machen es sehr zweifelhaft, ob man das eine Mal von Beihaaranlagen, das andere Mal von Schweißdrüsenanlagen sprechen kann. Eine sichere Entscheidung ist nicht möglich, da gerade die Bindegewebszellanhäufung als Kriterium dafür gilt, ob es sich um eine Haaranlage oder Schweißdrüsenanlage handelt (s. BACKMUND). Ähnliche Verhältnisse weist die Bauchhaut auf, auch hier findet man Haarkeime mit Sekundärsprossen.

Fall 3. ♂ 26. Die Verhältnisse bei diesem 3 Wochen alten weißen Nackthunde sind dieselben wie bei den bisher beschriebenen. Nur ist das str. corn., da gut fixiert, nicht abgelöst. Als Mittelwert ergibt sich für das str. corn. 50—60 μ, wobei meist über 20 Lamellen unterschieden werden können. An einzelnen Stellen geht die Dicke aber auf 150 μ, besonders über Haaranlagen. Das str. germ. ist 26—50 μ dick und zeigt ein sehr schön ausgeprägtes str. cyl., während die Kerne des str. int. deutlich queroval gelagert sind. Das str. gran. in zwei- bis dreifacher Lage ist noch deutlicher als bei ♂ 16 und ♀ 17 abgesetzt. Ein Papillarkörper und ein str. luc. fehlen. Das Corium hat eine Dicke von 230—460 μ.

Die str. corn.-Lamellen sind weit zu verfolgen und zeigen selten Abblätterung.

Das Wachstum der Haaranlagen geht noch richtungsloser vor sich als bei ♀ 17. Dabei sind viele Anlagen in der Mitte sogar um einen rechten Winkel gekrümmt (s. Taf. 9, Fig. 12). Bei diesem Hunde kommen Anlagen, die nicht eine Einsenkung des str. corn. zeigen, nicht mehr vor. Alle besitzen einen mehr oder weniger großen Hornlamellenpfropf. Viele Anlagen zeigen auch die von KOHN festgestellte Tatsache, daß in ihr eingesenktes str. corn. Pigment eingelagert ist. Fig. 13 gibt eine Anlage wieder, die in ihrem Innern eine außerordentliche Entwicklung des str. corn. erfahren hat, wodurch der ganze obere Teil der Anlage auseinandergewichen ist, während das untere Ende als schlanker Zapfen in die Tiefe dringt. Auch die Papillenanlage entfernt sich insofern von normalen Verhältnissen, als die Bindegewebszellanhäufung die Anlage sehr weit umgibt, so daß der ganze Keim hufeisenförmig umklammert erscheint. Noch weiter sind diese Verhältnisse bei einer kleinen Haaranlage gediehen, wo der Keim bis an die oberflächlichen Keimschichten von den angehäuften Bindegewebszellen umklammert ist, und zwar sind die Zellen längs der Anlage orientiert. Sonst beginnt sich hier bei den auf primitiver Stufe stehengebliebenen Anlagen der bindegewebige Haarbalg erst ganz schwach anzudeuten. Die vorkommenden Schweißdrüsen haben ihre Entwicklung bereits abgeschlossen; sie münden teils frei an der Oberfläche der Haut, teils seitlich in primitive Hornpfropfanlagen. Da dieselben Verhältnisse noch besser bei ♀ 27 ausgeprägt sind, so

sollen sie dort besprochen werden. Die Schweißdrüsen sind vollständig normal, wenig geschlängelt; eine eigentliche Knäuelbildung ist nicht nachzuweisen. Querschnitte durch die Drüsenkanälchen beweisen, daß ihnen meist eine Muskellage zukommt, auch eine Membrana propria ist deutlich zu erkennen. Ihre Mündung ist durch eingewuchertes str. corn. stets trichterförmig.

Einige größere, mit Pigment erfüllte Hornlamellenpfröpfe, unter denen aber die Keimschicht flach hinwegzieht, die also keine Verdickung als Bildung einer Haaranlage aufweisen, unter denen auch keine Bindegewebszellanhäufung Papillenanlagen andeuten, als primitivste Überreste einer Haaranlage zu deuten, wie das F. G. KOHN tut, halte ich hier nicht für richtig, da eine Pigmentanhäufung nicht genügt zum Beweise einer ehemaligen Haaranlage. Diese Bildungen sind hier mit der Profilierung der Haut in Zusammenhang zu bringen. Viele Anlagen sind auch dadurch bemerkenswert, daß unterhalb der Papillenanlage ein Strang Bindegewebsfasern in der Breite der Anlage mehr oder weniger senkrecht in die Tiefe zieht, und sich schließlich umbiegend in dem umgebenden horizontal verlaufenden Gewebe verliert. Zweimal konnten größere Anlagen festgestellt werden, die eine Hornborste aufwiesen. Sie werden bei ♀ 27, wo sie auch vorkommen, besprochen werden. Pigment hat die ganze Haut sehr wenig aufzuweisen. Einiges Pigment kommt auch im Corium in der Nähe der Papillenanlagen der Haarkeime vor. Allgemein läßt sich von dieser Nackthundhaut sagen, daß die Anlagen der Haare hier sehr dicht liegen, oft zwei bis drei dicht nebeneinander, so daß man versucht ist anzunehmen, hier sei noch ein Rest der Gruppen- und Bündelstellung der normalen Haare vorhanden. Da mir Flächenschnitte aber nicht zu Gebote standen, so läßt sich diese Frage nicht entscheiden.

Fall 4. ♀ 27. Das jetzt zu besprechende ♀ 27, ein weißer Nackthund, weist die interessantesten und vielseitigsten Verhältnisse auf. Von ihm wurde ein Stück Haut aus der Rückenmitte untersucht.

Das str. corn. hat eine durchschnittliche Dicke von 40 μ, ist also nicht übermäßig entwickelt, das str. gran. von 6—8 μ und das str. germ. von 30—40 μ. Das Corium ist 1300 μ dick, die Subcutis mit der Muskellage über 400, so daß die Gesamtdicke der Haut ca. 1800 μ beträgt. Die auf frühembryonaler Stufe stehengebliebenen Anlagen sind auch hier sehr stark vertreten. Hier konnte ich auch mit Sicherheit eine Anlage feststellen, die einen, wenn auch nicht kräftigen, aber deutlich erkennbaren m. arr. p. aufwies (s. Taf. 9, Fig. 14). Die abgebildete Anlage ist sehr schlank; eine leichte Eindellung durch die sich bildende Papille ist vorhanden, nur zeigt auffallenderweise der Keim am unteren Ende keine Anschwellung durch den Druck der Papillenanlage. Der m. arr. pil. setzt sehr tief an, verläuft in einem Bogen, sich von der Anlage wegbiegend, löst sich in zwei Züge auf, die sich im Bindegewebe schnell verlieren. Ein m. arr. pil. tritt allgemein bei normalen Anlagen dieser Entwicklungsstufe noch nicht auf, nur einzelne Kerne einer m. arr.-Anlage sind

erst vorhanden. Bei einzelnen, besonders kräftigen, aber kurzen Anlagen ist das str. gran. und corn. wenig eingesenkt, wie Taf. 9, Fig. 15 zeigt. Man sieht hier aber am unteren Ende des Keimes eine für seine Verhältnisse viel zu große Bindegewebszellanhäufung als Papillenanlage. Dieser Keim zeigt auch die schon bei ♂ 26 beschriebene Eigentümlichkeit, daß in der Breite der Anlage unterhalb der Papillenanlage Bindegewebsfasern senkrecht in die Tiefe ziehen. Bei einigen Haaranlagen kann man voll ausgebildete Schweißdrüsen beobachten. Es sind alle Übergänge von frei an der Oberfläche mündenden bis zu denen, die in einen Haarbalg münden, vorhanden. In Taf. 10, Fig. 16 ist ein Haarkeim primitiver Art zu sehen, neben dem der Ausführgang einer sich bildenden Schweißdrüse liegt. Sie stellt einen schlanken Zapfen dar, der am unteren Ende keine Bindegewebszellanhäufung zeigt, der aber am oberen Ende, wie die anormalen Haaranlagen, bereits eine Einsenkung des str. gran. und corn. erfahren hat, in das auch einzelne wenige Pigmentkörnchen eingelagert sind. Der Haarkeim, neben dem die Schweißdrüsenanlage liegt, zeigt die häufig zu beobachtende schwache Eindellung durch die sich bildende Papille. Im allgemeinen sind die Schweißdrüsen schon voll entwickelt. Taf. 10, Fig. 17 zeigt einen Fall, wo die Schweißdrüse sich noch nicht verselbständigt hat. Die Haaranlage ist hier ziemlich breit und kräftig; der obere Teil ist vollständig und breit von Hornlamellen des str. corn. ausgefüllt, in dem einzelne Pigmentkörnchen, sich immer in der Mitte haltend, lagern. Die Papille ist schon voll ausgebildet, sie hat sich seitlich an dem Keim angelegt, so daß die eine Zunge des umfassenden Keimes von unten um die Papille herumgreift, während die andere Seite nur einen kurzen Ast vorstößt. Die Papille hat eine sehr breite, apfelförmige Gestalt, ist also ganz abweichend von normalen spitz zulaufenden Hundehaarpapillen gestaltet. In diese Anlage mündet seitlich die Schweißdrüse, deren Ausführgang oben durch starke Bildung von Hornlamellen des eingewucherten str. corn. ganz auseinanderweicht, während normal nach L. Chodakowski (1871) das Lumen des Ausführganges gleich breit bleibt und nur das Epithel gegen die Mündung zu breiter wird, mehr Zellagen auftreten und dadurch eine trichterförmige Mündung der Drüse vortäuschen. Nach neueren Autoren (so Heller: 1910) haben aber die Schweißdrüsen beim Hundehaar doch eine trichterförmige Mündung. Allerdings ist hier zu bemerken, daß innerhalb des str. corn. des Ausführganges eine rings von Hornlamellen umgebene, schwarzbläulich gefärbte, mit nicht näher analysierbaren Massen von Hornzellen und Sekret (?) angefüllte und verstopfte, „Röhre“, die überall gleich breit ist, nach außen mündet, und wohl als das eigentliche normale Lumen des Ganges aufzufassen ist, während die innenseitliche starke Bildung von Hornlamellen des str. corn. mit der auch bei den Haaranlagen auftretenden anormalen überstarken Verhornung in Zusammenhang steht. Die Ausführröhre in dem str. corn. des Ausführganges konnte bei jeder Schweißdrüse festgestellt werden. Die Hornlamellen des Ausführganges gehen hier an dem einen, durch starke lamellöse Verhornung tief versunkenen Rande der Haaranlage in dieselbe umbiegend über.

Neben den kleinen und primitiv gebliebenen Anlagen treten nun bei diesem Exemplar viel häufiger als sonst mächtige und weiter entwickelte Anlagen auf. Als eine solche zeige ich hier die in Taf. 10, Fig. 18 abgebildete. Auch hier ist eine Haarbildung ausgeblieben. Der ganze Keim stellt einen riesigen Hornlamellenpfropf dar; denn die lamellöse Verhornung ist bis ans untere Ende der Anlage fortgeschritten und in so riesigem Maßstabe ausgebildet, daß der ganze Keim eine außerordentliche Größe erhalten hat; die lockere Anordnung der Lamellen hat es dem umgebenden Bindegewebe ermöglicht, durch seine Zugkraft ein unförmliches dickes Gebilde zu schaffen. In den Lamellen ist sehr reichlich Pigment eingelagert, und zwar, wie meistens, nur in den zentralen Teilen der Hornlamellen, damit die Zugehörigkeit des Pigments zu normaler Haarbildung andeutend. Das untere Ende der Haaranlage endet in einem kurzen, normal breiten Keimfortsatz; eine breit angelegte Papille füllt ihn ganz aus; der obere breite Teil der Anlage sitzt auf diesem Fortsatz, wie eine breite Vase auf ihrem Fuß. Die str. corn.-Verhornung ist bis auf drei bis vier Kernbreiten der Papille nahegekommen. Die Anlage der Papille ist hier wieder seitlich, so daß der Keim sie nur an einer Seite schwach umklammert. Ein Papillenhals hat sich hier noch nicht gebildet. In breiter Anlage ziehen an der einen Seite die Papillenkerne um die eine Zunge. Der untere Teil der Anlage, besonders die Wurzel, zeigt dicht angelagerte Bindegewebszellen mit langgestreckten Kernen, die längs der Basalmembran orientiert sind. Eine Glashaut ist ebensowenig zu sehen wie eine m. arr. pil.-Anlage und Talgdrüse. Am unteren Ende des Keimes, in den Basalzellen, die die Papille umgeben, ebenso in den von der Basalmembran am entferntesten liegenden Papillenzellen, liegt körniges und scholliges Pigment. Ich fand noch zwei weitere derartige Anlagen, die genau so geformt waren, nur daß ihre Papillen in ihrer Form sich mehr normalen Haarpapillen näherten. Auch einzelne riesige Anlagen fanden sich, deren kurzes schmales Keimende noch keine entwickelte Papille zeigte, sondern nur wie die kleinen Anlagen eine Papillenanlage ohne Eindellung des Keimes. Eine noch weiter fortgeschrittene Entwicklung der anormalen Anlagen zeigt Taf. 10, Fig. 19, die schon ein voll ausgebildetes borstenartiges Haar enthält. Das Charakteristische auch an dieser Anlage ist das Einsenken des str. gran. und str. corn., die die Stelle der inneren Wurzelscheide einnehmen und tief hinabziehen. Die Hornlamellenbildung im Balg ist auch hier wieder der Grund für das Auseinanderweichen des Haarbalges, der dadurch an der Mündung am weitesten ist. Der Zug der umgebenden mesodermalen Gewebe hat nun zur Bildung eines überaus dicken, borstenartigen Haares, geführt. Statt daß die Verhornung, wie beim normalen Haar, durch spindelförmig gewordene verhornte Zellen sich äußert, die beim Haarkegelstadium spitz gegeneinander verlaufend, später aber parallel laufend längs des Follikels orientiert sind, sind durch den seitlichen Zug die das Haar bildenden, spitz aufeinander zulaufenden Zellen auseinandergezerrt, so daß sie in flach konkavem Bogen über die Haarpapille hin verlaufen; ganz ist aber die ursprüngliche Orientierung der Haarzellen noch nicht verloren gegangen; denn

in der Mitte der im Bogen verlaufenden Haarzellen ist doch ein leichtes schräg Aufeinanderzulaufen der Haarzellen zu konstatieren, so daß der Bogen eine stumpfe Spitze aufweist. Über der Papille zeigen sich um jeden Zellkern herum Pigmentkörnchen. Weiter gegen das verhornte Borstenhaar zu verlieren die zunächst noch rundlichen Zellkerne allmählich ihre blaue Farbe, die Kernkörperchen verschwinden, schließlich flachen sich die Kerne ab und schrumpfen und führen allmählich in die kernlosen Hornfasern des Borstenhaares über. Das Haar ist an Stelle der verschwundenen Kerne reichlich pigmentiert, an einzelnen Stellen haben sich im Haar klumpenartige Pigmentschollen angesammelt, außerdem ist das ganze Haar von einem homogenen gelben Farbstoff glänzend goldgelb gefärbt. Die Hornlamellen des str. corn. gehen, am Grunde der Einsenkung umbiegend, in die deutlich erkennbaren Fibrillen der Haarzellen über. An den Übergangsstellen ist auch etwas Pigment in die str. corn.-Lamellen verlagert. Das str. gran. macht an beiden Seiten einen leichten Knick bis dicht an die verhornten Zellen des Haares und hört mit einem etwas verdickten Ende plötzlich auf. Das Borstenhaar zeigt die Eigentümlichkeit, daß es in dem breiten Balge ungehindert wachsen kann und daher häufig sich s-förmig oder sonstwie krümmt, während der ganze Balg eine zwar breite, aber nicht gekrümmte Form aufweist. An sich ist das Haar schon ziemlich breit angelegt worden, das beweist die große Breite der Haarwurzel. Die Papille ist normalen Papillen schon etwas ähnlicher, da sie länglich, jedoch nicht spitz zulaufend ist. Eine klammerartige Umgreifung der Papille ist nicht eingetreten, die Halsöffnung der Papille ist sehr breit. Der bindegewebige Balg ist besonders an der Wurzel kräftig entwickelt, weist aber nur längs der Basalmembran orientierte Elemente auf. Ein eigentlicher m. arr. pil. fehlt, es treten aber an der einen Seite Elemente der zahlreich im Corium vertretenen glatten Muskeln an den Balg heran. Eine Talgdrüse fehlt auch, ebenso ist eine Aufhellung der Zylinderzellen der äußeren Wurzelscheide nicht zu beobachten. Bei einigen „Borstenhaaren“ ist auch die letzte Andeutung von Haarzellen, die einen Haarkegel bilden, verschwunden, die Haarzellen ziehen in gleichmäßig schwachem Bogen über die Papille hinweg. Bei den meisten „Borstenhaaren“ ist die Talgdrüse vorhanden und fertig ausgebildet. Das Drüsenepithel besteht aus flachen Zellen am Außenrande, während die Zellen in der Mitte eine bedeutende Größe zeigen und in allen Stadien der Verfettung und des Kernzerfalles zu beobachten sind. Ein ähnlich wie in der vorigen Figur gestaltetes „Borstenhaar“ hat die Talgdrüse in der Höhe der Papille, die Mündung des breiten Ausführganges liegt an der Stelle, wo das „Borstenhaar“ sich frei zwischen den tief eingesenkten Hornlamellen erhebt. Ein in seiner Deutung schwierigeres Bild bietet das in Taf. 10, Fig. 20 abgebildete Borstenhaar. Da durch das riesige Haar das Schneiden außerordentlich erschwert war, so konnten nur Bruchstücke des Haares erhalten bleiben. Hier tritt am unteren Ende der Borste und seiner als innerer Wurzelscheide fungierenden str. gran. und str. corn.-Lage eine plötzliche Verschmälerung auf, die sich wie ein

Sekundärkeim ausnimmt. Es macht ganz den Eindruck, als ob es sich um ein Scheidenhaar handelt, und der darunter befindliche Keim als Anlage eines neuen Haares aufzufassen ist. Eine voll ausgebildete ovale Papille ist vorhanden. Über derselben befinden sich stark pigmentierte Zellen, die aber keine bestimmte Orientierung zeigen. Da die Borste zerrissen ist und der Balg nicht ganz senkrecht getroffen ist, so läßt sich nicht angeben, wie diese pigmentierten Zellen in die verhornten Haarborstenzellen übergehen. Es ist nur zu vermuten, daß ähnlich wie in dem Fig. 18 abgebildeten Haarrudiment durch die Lockerung des Haarbalges ein nach allen Seiten gerichtetes Wachstum der Borste vor sich ging, während die Haarwurzel in ihrer ursprünglichen Breite erhalten blieb, da dort das Hinabwuchern der str. corn.-Lamellen ein Ende fand und damit eine Lockerung des Gefüges unmöglich war. Auch die Lage einer Talgdrüse, die alle Stadien der Verfettung und des Kernzerfalles aufweist, also normal ist, und mit einem Ausführgang versehen ist, der an der Stelle mündet, wo die Borste sich frei zwischen den str. corn.-Lamellen zu erheben beginnt, also sehr tief mündet, ergibt, daß das Borstenhaar und die schmale Wurzel ein einheitliches Haargebilde sind, wenn auch die Art der Entwicklung des Haares unklar bleibt. Die Talgdrüse selbst ist von einer bindegewebigen Hülle umgeben und ist nicht sehr groß, wie das bei den Talgdrüsen aller Borstenhaare festgestellt wurde. Da daneben normale dünne Haare mit einem riesigen Talgdrüsenkomplex vorkommen, so scheint hier der nicht allgemein gültige, von Hoffmann (1898) aufgestellte Satz, daß die Talgdrüse bezüglich ihrer Größe in umgekehrtem Verhältnis zu der Größe des zugehörigen Haarbalges steht, nicht unrichtig zu sein. Allerdings ist zu berücksichtigen, daß die Haarborsten abnorme Gebilde sind. Außerdem besitzt das abgebildete Borstenhaar eine Schweißdrüse, die nicht mit eingezeichnet ist, da die Mündungsstelle auch bei Durchmusterung aller Schnitte nicht zu ermitteln ist. Bei vielen Borstenhaaren mündet die Schweißdrüse frei neben ihnen. Einen eigentlichen m. arr. p. habe ich bei keinem gefunden. Die Papille zeigt nicht immer die ovallängliche Form wie in Taf. 10, Fig. 19 u. 20, bisweilen nimmt sie eine apfelförmige Gestalt an. Die Dicke der Borsten ist meist ziemlich beträchtlich, viele sind über 200 μ dick. Einige Bilder von Borstenhaaren scheinen anzuzeigen, daß auch der Haarwechsel bei den Borsten noch zustande kommt. So fand ich ein Borstenhaar, das in einem breiten, mit Hornlamellen ausgefüllten Balge locker saß, auch unter ihm zogen Hornlamellen hinweg, und am Ende setzte sich der breite Balg in einen sehr langen Keimfortsatz fort, dessen Zylinderzellen stark pigmentiert waren; eine entsprechend große Papillenanlage war vorhanden, aber noch keine eigentliche Papille; es ließ sich zwischen dem schmalen Keimende nicht wie bei Taf. 10, Fig. 20 eine Beziehung mit der Borste herstellen, so daß die Borste, deren zentrale Teile übrigens stärker pigmentiert waren, wenn auch ein eigentliches Mark nicht festzustellen war, als Scheidenhaar, und der lange Keimfortsatz als Neuhaaranlage aufzufassen ist. Direkt neben der Stelle, wo der schmale Keim in den weiten Hornlamellenpfropfbalg überging,

mündete eine Schweißdrüse, also anormal tief. Der Ausführgang war in den Hornlamellen des Balges auch deutlich als blauschwarz gefärbte Röhre zu erkennen. — An normalen Haaren beobachtete ich einen Fall von Haarwechsel. —

Die Borstenform ist sehr verschieden. Einige senken sich fast senkrecht in die Haut, andere sind gekrümmt. Viele Borsten zeigen kein goldglänzendes Horn, sondern ein fast gänzlich ungefärbtes glasiges, in das aber ganz regelmäßig Pigmentansammlungen an Stelle der ehemaligen Kerne dicht angehäuft sind. So scheint es sich auf den ersten Blick um einen Pigmentzapfen zu handeln, aber eine genauere Untersuchung ergibt, daß es sich um ein verhorntes Haargebilde handelt. Im übrigen sind sie bezüglich des Balges wie die goldgelben Haarborsten gestaltet. Unverhornte „Pigmenthaare" wie Kohn fand ich nicht. Bei den normalen Haaren, die überall zwischen den embryonal gebliebenen Haaranlagen auftreten, ist ein sehr tiefes Hineinwuchern des str. corn. festzustellen, das aber nach Günther (1895) auch schon bei Haaren normaler Hunde bis unter die Talgdrüsenmündung vorkommen soll, nach anderen allerdings nur bis an die Talgdrüsenmündung. Hier reicht das str. corn. oft bis unter die Talgdrüsenmündung und der Hornlamellenbelag ist sehr dick. Bisweilen fehlt diesen normalen Haaren ein m. arr. pil. Die Talgdrüsen kommen in jeglicher Form vor, von mehr tubulösen bis zu weit verzweigten alveolären. Wenn, wie R. Hoffmann (1898) behauptet, die Form der Talgdrüsen abhängig ist von der Dichte des Haarstandes, also bei sehr dichtem Haarstande mehr tubulöse, bei weitem alveoläre Talgdrüsen vorkommen, so ist jedenfalls hier bei Möglichkeit einer freien, ungehinderten Entwicklung der Talgdrüsen jede Form vorhanden, auch tubulöse; es müssen hier für die Form der Talgdrüsen wohl doch noch andere Umstände maßgebend sein, als nur die Dichte des Haarstandes, jedenfalls bei einer geringen Dichte.

Wie schon erwähnt, findet sich Pigment im str. corn. der Haaranlagen reichlich; das str. germ. ist nicht übermäßig pigmentiert, und im Corium kommt nur selten, immer in der Nähe der Haaranlagen, zwischen den Bindegewebsfasern Pigment vor.

Das Bindegewebe ist reichlich mit elastischen Fasern durchsetzt, die sich aber wenig in den bindegewebigen Haarbälgen finden. Schnitte senkrecht zu den Haaranlagen ergeben, daß keine Gruppen- oder Bündelstellung mehr vorhanden ist. Die Querschnitte durch die Haaranlagen zeigen rundliche bis ovale Gebilde, deren Inneres von konzentrischen Hornlamellen eingenommen wird, während nach außen das str. gran. und eine dünne äußere Wurzelscheide folgen.

Fall 5. ♂ 33. Von ♂ 33, einem weißen Nackthunde, wurden Bauch, Kopf, Rücken, Vorderbeine und Schwanz untersucht. Die Fixierung der Haut war aber bei diesem Tier nicht gut gelungen, da durch Krankheit schon Veränderungen in der Haut eingetreten waren. Trotzdem konnten einige interessante Verhältnisse festgestellt werden. ♂ 33 zeigt äußerlich schon zahlreiche Übergänge zu normal behaarten Hunden. Dasselbe konnte mikroskopisch festgestellt werden.

Rücken. Das str. corn. hat sich größtenteils abgelöst. Das str. germ. hat nur eine Dicke von ca. 10—25 μ, Corium 1000 μ, Subcutis mit Fettschicht ca. 450 μ. Streckenweise ist deutlich ein str. luc. zu erkennen. Das str. germ., das schon durch seine geringe Dicke auffällt, besteht stellenweise nur aus einer Zellage; die Zellen sind auch so unregelmäßig gelagert, daß ein str. cyl. meist nicht zu erkennen ist, eine bemerkenswerte Erscheinung gegenüber den gut entwickelten Schichten bei ♂ 16, ♀ 17, ♂ 26 und ♀ 27. Auch in der äußeren Wurzelscheide der Haaranagen ist häufig eine Zylinderlage nicht zu beobachten, die Zellen liegen auch hier sehr unregelmäßig, meist längs des Keimes abgeflacht. Diese Beobachtungen entsprechen den von Kohn bei seinem 12 Jahre alten Nackthunde gemachten.

Am Rücken fand ich nebeneinander zwei Anlagen, eine größere, breite, mit Hornlamellen ausgefüllt, mit großer Papillenanlage, und daneben eine schlanke Anlage desselben Typus mit entsprechend kleiner Papillenanlage. Sie entsprechen ganz den bei ♀ 17 und ♂ 16 gefundenen Keimen, nur sind sie bedeutend größer und von Hornlamellen ausgefüllt. Viel häufiger als diese Art treten aber Doppelanlagen (bisweilen auch dreifache) vom Typus der in Taf. 10, Fig. 21 wiedergegebenen auf. Ein mit Hornlamellen ausgefüllter Keim senkt sich in die Tiefe, am unteren Ende teilt er sich in 2 resp. 3 Fortsätze, unter denen eine Bindegewebszellanhäufung eine Papillenanlage andeutet; bei vollentwickelten normalen Haaren, die in einen gemeinsamen Balg münden, würde man von einem echten Bündel sprechen. Am Vorderbein und Rücken entdeckte ich häufig Anlagen der Form, wie sie Taf. 10, Fig. 22 zeigt. Es ist eine allerprimitivste Anlage, in die aber schon das str. corn. eingewuchert ist. Pigment findet sich besonders in der Mitte des Keimes, auch im str. corn. Die Zylinderzellen sind hier als solche nicht zu erkennen, sie sind teils flach gelagert, teils aufrecht und liegen ohne Ordnung nebeneinander. Unter dieser Anlage befindet sich eine Anhäufung von Bindegewebszellen. Vom Bindegewebe herauf zieht aber ein Bindegewebsfaserstrang mit reichlich eingelagerten sehr langgestreckten Kernen, die sich seitlich unter die eigentlichen Papillenanlagekerne mischen. Die Faserstränge, die unter einer Anlage in die Tiefe ziehen, sind ja schon bei anderen Hunden erwähnt worden, aber nie fand ich so viele lang ausgezogene, mit langgestreckten Kernen versehene Bindegewebszellen, und auch hier nur bei diesen allerprimitivsten Anlagen, die verhältnismäßig stark pigmentiert sind. Pigment ist sonst sehr wenig vorhanden und findet sich an den typischen Stellen in der Nähe der Haarkeime. Haare sind überall zu finden, selbst in der Bauchhaut in der Nähe des Penis, wo die Behaarung bei normal behaarten Hunden schon sehr schwach ist. Die Haare sind vollständig normal und haben auch besonders auf dem Rücken an normaler Stelle mündende Schweißdrüsen, die hier einen ausgesprochen geknäuelten Charakter zeigen. Talgdrüsen sind sehr gut ausgebildet und sehr groß. Neben diesen normalen Haaren kommen auf Kopf und Nacken Haare vor, die umgeben sind von gänzlich zerstörten Hornzellen. Die außerordentlich

dünne äußere Wurzelscheide und der ganze Aufbau des häufig mit Mark versehenen Haares auf verschieden gebildeten Papillen läßt erkennen, daß wir es hier nicht mit ganz normalen Verhältnissen zu tun haben, wenn auch zugegeben werden muß, daß viele bemerkenswerte Verhältnisse durch die durch schlechte Fixierung verursachte erschwerte Schneidbarkeit der Haut veranlaßt worden sind. Ich sehe daher von einer Wiedergabe dieser Haare ab. Borsten wie bei ♀ 27 fand ich auf meinen Schnitten nicht, sie sind aber auch vorhanden, wie einige mit bloßem Auge entdeckte und herausgezogene Borsten beweisen. An den herausgezogenen Borsten, die kegelförmig auslaufen und eine unregelmäßige Gestalt haben, sind Reste der bei diesen Borsten stets vorhandenen eingesenkten Hornlamellen des str. corn. hängen geblieben. Ferner fanden sich, besonders am Rücken, großangelegte, riesige, mit Hornfasern ausgefüllte Haaranlagen, die am unteren Ende eine mehr oder weniger große, manchmal abnorm große Anhäufung von Bindegewebszellen aufweisen. Alle Anlagen und Haare zeigen die bei normalen Hunden übliche schiefe Lage, die bei den anderen Nackthunden schon nicht mehr vorhanden ist. Flächenschnitte durch die Kopfhaut ließen an einigen Stellen auch noch deutliche Dreihaargruppenstellung erkennen, während Bündel nirgends zu finden waren.

Fall 6. ♀ 18. Die Dicke der Hautschichten dieses weißen Nackthundes entspricht denen des ♀ 27. Fett wurde nicht gefunden. Ein str. cyl. ist meist zu erkennen, jedoch sind häufig die Zellen nicht so gleichmäßig gelagert wie z. B. bei ♀ 17. Das str. gran. ist an einzelnen Stellen ganz gut ausgebildet, jedoch fehlt es an anderen vollständig. Das str. corn. ist stellenweise, besonders über Haaranlagen, an leichten Einknickungen zu großen Ballen angehäuft, die frei und losgelöst über den unteren gleichmäßig verlaufenden Hornlamellen lagern. Die auffallendsten Gebilde sind die schon mit bloßem Auge als dunkle Stupfen festgestellten, vollständig degenerierten Haarbälge. Man sieht ein plumpes rundliches Gebilde, das einen Durchmesser von über 600 μ hat, im Corium liegen, an dessen unterem Ende an einer Stelle eine kleine Anhäufung von Bindegewebskernen sich befindet. Der ganze rundliche Balg ist erfüllt mit zerstörten Hornlamellen, die an den Seitenwänden des Balges noch intakt, die bekannte lamellöse Struktur der str. corn.-Lage zeigen. Auf die Hornzellen folgt nach außen zu die str. gran.-Lage, die sehr dünn ist, und an manchen Stellen fehlt eine äußerst dünne äußere Wurzelscheide mit längs des Follikels abgeflachten Zellen, meist nur in einer Lage. Die zerstörte und zerrissene Hornmasse ragt etwas über die Haut hinaus, aber nicht in der vollen Breite von 600 μ, sondern nur die obere Kappe des kugelig-ellipsoidischen Gebildes läßt spitz aufeinander zulaufende Elemente über die oberste str. corn.-Lage der Haut hinausragen. Die verhornten Elemente, die über die Haut ragen, sind dunkelbräunlich gefärbt, wie die zentrale Masse des Balges; in ihr befinden sich auch Pigmentkörnchen. In einigen dieser Bälge findet sich inmitten der zerrissenen Hornlamellen

ein formloses, verborntes, haarähnliches Gebilde. Keine histologische Einzelheit läßt sich an dem vollständig degenerierten riesigen Haarbalge erkennen. Es ist ein weiter in der Degeneration fortgeschrittenes Haarstadium als die bei ♀ 27 beschriebenen Borstenhaare, indem hier die abnorme Bildung von Hornlamellen ihren höchsten Grad erreicht hat, und damit wohl auch die Bildung eines einigermaßen haarähnlichen Schaftes verhindert hat. Neben diesen Gebilden finden sich ziemlich häufig Haarbündel; 12—13 Haare stecken in einem gemeinsamen, mit str. corn.-Lamellen ausgekleideten Balge, der einen Durchmesser von 120 μ zeigt. Die Haare weisen alle deutlich eine Haarcuticula auf. Talg- und Schweißdrüsen sind auch vorhanden. Von den 12 Haaren haben 4 einen größeren Durchmesser (20 μ), während die übrigen nur 10—15 μ messen. Die Schnittserie ergibt ein vollständig normales Haarbündel.

Die merkwürdigsten Bilder zeigen aber die auf primitiver Stufe stehen gebliebenen Anlagen. In Taf. 10, Fig. 23 sind zwei Anlagen nebeneinander abgebildet; unter der rechten Anlage, die, breit angelegt, eine verdickte Keimschicht zeigt, in das in flachem Bogen str. corn.-Lamellen eingesenkt sind, befindet sich eine sehr dichte Anhäufung von Bindegewebszellkernen; diese Anhäufung setzt sich nach unten in einen sich verschmälernden Strang Bindegewebszellen mit sehr langgestreckten, teilweise etwas gekrümmten Kernen fort. Die eigentliche Papillenanlage ist durch die kompaktere Anhäufung von Kernen markiert, während in dem Strang die Lagedichte der Kerne abnimmt. Am Ende der anderen Haaranlage befindet sich auch eine Anhäufung von Bindegewebszellen, die für die Schmalheit des Haarkeimes zu groß ist und die den Keim knapp umfaßt. Die an der Basalmembran beider Anlagen gelegenen Kerne der Papillenanlage stehen mit ihrer Längsachse senkrecht auf den Keim zu, und da sie die Anlagen schwach umgreifen, so haben sie eine meilerförmige, nach einem Mittelpunkt deutende Anordnung, während sie bei normalen Hunden flachoval gegen die Anlage gepreßt erscheinen. Durch irgendwelche Zugwirkungen des Bindegewebes hat sich die Anordnung der Kerne hier so gestaltet. Pigment kommt im Bereiche beider Anlagen spärlich vor; auch im Bindegewebe um die Zellkerne an der Basalmembran, und in der Nähe einzelner Kerne des in die Tiefe ziehenden Bindegewebszellstranges findet sich einiges feinkörnige Pigment. Ähnlich diesen beiden Anlagen sind sämtliche bei diesem Hunde vorkommenden primitiven Anlagen beschaffen. Nur die Größe der Keime ist schwankend, ebenso die Länge des in die Tiefe ziehenden Bindegewebsstranges mit langen Kernen; dieser Strang ist bei einigen kompakt mit dichtgelagerten Kernen (vgl. Fig. 23), bei anderen mit weniger dichtgelagerten Kernen versehen. So sind einige Anlagen ähnlich der bei ♂ 33 beschriebenen (s. Fig. 22) gestaltet.

Allgemein ist die Anzahl der Haarkeime auf einer bestimmten Fläche sehr gering.

Fall 7. ♀ 19. Rücken. Die Verhältnisse bei ♀ 19 entsprechen denen des ♀ 18 in allen Einzelheiten. Auch hier zeigen

einige Anlagen die Tendenz, ebenso merkwürdige in die Länge gezogene Papillenanlagen zu bilden wie ♀ 18. Ebenso finden sich über 600 μ dicke degenerierte Anlagen. In dem Querschnitt einer solchen befindet sich zentral, in riesigen Hornlamellenmassen eingehüllt, eine Borste von 120 μ Durchmesser, in deren Mitte stärker pigmentierte verhornte Zellen an das Haarmark erinnern.

Fall 8. ♂ **12.** Rücken. Auch ♂ 12 zeigt ähnliche Verhältnisse wie die ♀ 18 u. ♀ 19. Ein äußerst dünnes str. germ. ist vorhanden, das str. gran. fehlt streckenweise. Haaranlagen zeigen sich nur spärlich und sind häufig von derselben Form wie die der ♀ 18 und ♀ 19 (vgl. Fig. 23). Haare mit Talgdrüsen sind vorhanden.

Schnitte durch ein Sinushaar ergeben ein vollständig normales Bild.

In der Präputialhaut finden sich einige vollständig degenerierte Gebilde — es sind die im makroskopischen Teil erwähnten Stupfen, am Penis der ♂ 11 und ♂ 12, — die ganz ausgefüllt sind mit Hornlamellen und in der Mitte bräunlich getönten zerrissenen Hornelementen, am unteren Ende übergehend in einen sich verschmälernden Gang, der bei der größten Anlage, da er sehr tief hinunterzieht, und der untere Teil der Haut abgeschnitten ist, keine Drüse in sich aufnimmt. Ähnliche kleinere Gebilde haben einen Ausführgang, der präputiale Talgdrüsen in sich aufnimmt, ohne daß aber für das Sekret ein Ausweg vorhanden ist, da die Anlagen durch Hornlamellen vollständig verstopft sind. Bei der großen Anlage ragen die Hornlamellen mit 500 μ Breite noch ein Stück über die Haut und lassen eine konzentrische Schichtung erkennen. Die Anlage ist umgeben von einer sehr dichtgefügten bindegewebigen Scheide mit zahlreichen unregelmäßig gelagerten Kernen. Diese bindegewebige Scheide ist außerordentlich stark ausgebildet. In ihr sind auch zahlreiche Pigmentkörner zu beobachten.

Fall 9. ♂ **11.** Zum Schluß komme ich zur Besprechung des grauen nackten Stammtiers. Die Dicke der Hautschichten entspricht nicht ganz denen der ♂ 12, ♀ 18 und ♀ 19. So ist im allgemeinen das str. germ. und str. gran. noch besser entwickelt, und wenn auch die Zellen der Zylinderschicht nicht gleichmäßig gelagert sind, so ist sie doch noch deutlich vom str. int. abzugrenzen. Streckenweise ist aber auch hier das str. germ. sehr dünn, und das str. gran. fehlt. Die Anzahl der vorhandenen Haarkeime ist bei diesem Hund am geringsten. Im str. corn. der Hinterbeine, das 40 μ dick ist, findet sich nur selten Pigment. Dagegen findet man im str. corn. der Rückenhaut um so mehr. Hier liegen die Lamellen dicht auseinandergepreßt, nicht locker und wellig. Kernreste sind deutlich zu erkennen, und an Stelle der verschwundenen Kerne ist das str. corn. kräftig pigmentiert. Ebensolches feines, staubartiges Pigment findet man auch in der ganzen Keimschicht.

Die größten Pigmentansammlungen finden sich aber auffallenderweise in der Papillenanlage der Haarkeime und in der Nähe von

zur Subcutis gehenden Blutgefäßen. Die in Taf. 10, Fig. 24 dargestellte Anlage zeigt die bemerkenswerten Pigmentverhältnisse; fast um jeden Kern ist dichtgelagertes Körnchenpigment. Außerdem ist auch wieder ein in die Tiefe gerichteter Bindegewebsfaserstrang zu sehen, in den auch starke Anhäufungen von Pigment gelagert sind. Die Papillenanlagen sind bei diesem Hund ausnehmend breit angelegt und umfassen die Anlagen halbmondförmig. Bei einer Anlage sind die langovalen Kerne der Papillenanlage an der einen Seite schräg auf den Keim zugeneigt, während sie an der anderen Seite längs des Keims verstreichen. Bisweilen finden sich auch Anlagen (s. Taf. 10, Fig. 25), die sich durch Verdickung der Keimschicht andeuten; eine meilerförmige Anordnung der Zylinderzellen läßt sich deutlich erkennen, jedoch ist die Anordnung nicht so gleichmäßig wie bei den primitiven Anlagen der Spitzembryonen. Eine Papillenanlage ist vorhanden; die Ansammlung der Bindegewebskerne ist bedeutend, nur liegen die Bindegewebszellen nicht so dichtgefügt wie bei normalen Anlagen. Außer einer sehr großen, aber primitiv gebliebenen Anlage finden sich keine größeren Haaranlagen, die weiter entwickelt sind. Borstenhaare oder degenerierte Haarbälge wie bei ♀ 18 u. ♀ 19 weist der Stammvater der Jenaer Nackthunde nicht mehr auf.

An einer Stelle der Haut, die äußerlich für ein großer Haarstupfen gehalten wurde, finden sich riesige Pigmentansammlungen im Corium und der Keimschicht, so daß die Grenzen beider nicht erkannt werden können. Die ganze Hautstelle ragt etwas über die umgebende Haut heraus. Hier handelt es sich aber wohl um eine krankhafte Bildung, da ungeheuere Ansammlungen von Bindegewebszellkernen inmitten der Pigmentschollen beobachtet wurden.

Ehe ich meine Resultate zusammenfasse, möchte ich die Angaben de Meijeres und Kohns sowie einige Arbeiten über Haarrudimentation bei anderen Säugetieren vergleichend heranziehen.

Bei de Meijeres und Kohns Angaben über die Nackthundhaut ist zu berücksichtigen, daß wohl beide amerikanische Nackthunde beschreiben, einige Verschiedenheiten also — bei Annahme unabhängig voneinander in Amerika und Asien entstandener Variationen — wohl in diesem Umstande begründet sein können.

Aus de Meijeres Mitteilung (1894), daß bei seinem Hund nur der Scheitel, die Füße und der Schwanz etwas mehr Haare bewahrten, geht hervor, daß auch an andern Körperteilen noch vereinzelte normale Haare auftraten, sein Nackthund also nicht den höchsten Grad der Kahlheit — wie z. B. bei mir ♂ 11 — zeigte. Die Reduktion der Haare war zweierlei Art: erstens, es fehlten alle Beihaare, und zweitens waren die Gruppen mit je

drei Stammhaaren größtenteils nicht mehr vollständig entwickelt. Auch bei mir fanden sich nur bei ♂ 33, dem behaartesten Nackthunde, noch einige Stellen, wo eine Gruppenstellung zu erkennen war, alle übrigen Nackthunde zeigten keine Haargruppen mehr, sondern nur isoliert stehende Haare. Anders verhält es sich mit den Beihaaren. Bei einigen meiner Nackthunde fehlten die Bündel auch vollständig, bei anderen waren ganz vereinzelt (bei ♂ 11 nur eins) Bündel normaler Haare zu sehen, bei ♀ 18 und ♀ 19 aber zeigten sich isoliert stehende Bündel kurzer Härchen, die nur in bezug auf ihre außerordentliche Kleinheit ein anormales Verhalten zeigten, ein Beweis, daß eine reinliche Scheidung rudimentärer und normaler Hautcharaktere nicht stattfindet.

Sowohl die azinösen wie die tubulösen Drüsen fand de Meijere außerordentlich groß. Die azinösen Drüsen bestanden aus zahlreichen Drüsenbläschen, von welchen lange Ausführungsgänge ausgingen, von denen mehrere zusammenflossen, um schließlich einen sehr weiten Ausführungsgang zu bilden, welcher in einen mehr oder weniger entwickelten Haarfollikel ausmündete. Hier weichen meine Ergebnisse von denen de Meijeres am weitesten ab. Große, reich verästelte Talgdrüsen fand ich nur bei normalen Haaren. Von den anormalen Haaranlagen hatten nur die am weitesten entwickelten, mit einem borstenartigen Haar, eine Talgdrüse, die aber nie reich verästelt und gegenüber den bei normalen Haaren vorkommenden verhältnismäßig klein war. Eine erste Andeutung einer Talgdrüse fand sich auch bei dem kurz vor dem Durchbruch stehenden, normal angelegten Haaren bei ♀ 17. Alle übrigen Haarfollikel hatten keine Talgdrüse, auch keine Anlage einer solchen, aufzuweisen.

Von den Schweißdrüsen gibt de Meijere an, daß sie einen ziemlich engen Ausführgang mit trichterförmiger Mündung hatten; nach unten hin ging der Ausführgang ziemlich plötzlich in den viel weiteren, geschlängelten, aber niemals knäuelförmigen sezernierenden Teil über. In der Haut der Vorderextremität ergossen die Schweißdrüsen ihr Sekret noch in die Haarfollikel, in denen je ein Haar vorhanden war, während am Rücken, Kopf und Schwanz die Schweißdrüsen frei mündeten. Bei meinen ♂ 26 und ♀ 27, wo voll ausgebildete, geschlängelte Schweißdrüsen vorkamen, mündeten sie in primitiv gebliebene Haarfollikel. Nur wenige mündeten frei. Diese Verhältnisse fanden sich am Rücken. Wo bei normalen Haaren Schweißdrüsen vorkamen, mündeten sie in den Haarfollikel, niemals frei. Aus de Meijeres Angaben läßt

sich nicht sicher entnehmen, ob auch in die rudimentären Haarfollikel Schweißdrüsen mündeten. Seine Angaben scheinen sich nur auf normale Haare zu beziehen. Im Gegensatz zu DE MEIJERES Befunden kommen freie Mündungen neben normalen Haaren bei meinen Hunden nicht vor, und die Selbständigkeit oder Nichtselbständigkeit ist bei mir nicht an bestimmte Hautbezirke gebunden; es kommen beide Verhältnisse nebeneinander an denselben Hautstellen vor. Die trichterförmige Mündung der Schweißdrüsen ist bei DE MEIJERES Nackthund wohl auch durch das Einwuchern lockerer Hornlamellen in die Mündung des Ausführganges bedingt, trotzdem er keine Angaben darüber macht. DE MEIJERES Ergebnisse — die wohl einen erwachsenen Nackthund betrafen — und meine zeigen, daß sie schwer miteinander in Beziehung zu setzen sind, weniger bezüglich der Haarverhältnisse als der Drüsen. Jedenfalls ergibt sich, daß die Haar- und Drüsenverhältnisse bei den einzelnen Nackthunden sehr schwankend sind. Eine genauere Beschreibung der Haaranlagen gibt DE MEIJERE leider nicht. F. G. KOHN (1911) fand bei der histologischen Untersuchung seines neugeborenen Nackthundes im Prinzip dieselben Verhältnisse wie ich. Alle Haaranlagen waren bei ihm auch durch das Einwuchern des str. gran. und des str. corn. ausgezeichnet. Als entwickeltste anormale Anlage fand er „eine 420 μ tiefe grubenförmige Einsenkung der Epidermis, an der Keimschicht, Körnerschicht und Hornschicht beteiligt waren, im Corium umschlossen von einer dichter gefügten bindegewebigen Scheide, welche aus längs der Basalmembran orientierten Elementen bestand. Am Boden der Grube fand sich an der dem Corium zugewandten Seite eine Delle im Epithel, in die sich eine dichte Masse stark gefärbter Coriumkerne hineindrängte. Über dieser Delle ragte ein aus Pigmentzellen zusammengesetzter, bis zur Hautoberfläche reichender, annähernd konischer Körper mit erweiterter Basis auf, der unten 275 μ, am Beginn der schlankeren Partie immer noch 145 μ Durchmesser hatte. Die basale Erweiterung ging ohne scharfe Grenze in das hier stark pigmentierte str. germ. über“. „Für den im Balg aufrecht stehenden Pigmentzapfen den Ausdruck Haar zu gebrauchen, erscheint deshalb etwas gewagt, weil eine Verhornung ausgeblieben ist.“ Dieser Pigmentzapfen entspricht in seinem ganzen Aufbau meinen bei ♂ 26, ♀ 27 und ♂ 33 gefundenen Borstenhaaren (vgl. Taf. 10, Fig. 19). Der einzige Unterschied ist, daß bei mir doch noch ein verhorntes Haargebilde zustande gekommen ist, wenn auch die Anordnung

der Haarzellen durch die veränderten Bedingungen abnorm ist. Bei meinen Neugeborenen fand ich solche Borsten nicht, wohl aber bei den jungen Nackthunden ♂ 26, ♀ 27 und ♂ 33. Als weniger entwickelte Haaranlage fand F. G. Kohn einen ovoiden Pigmentklumpen von 145 μ Breite, welcher am Boden einer von der Henleschen Schicht, seitlich und oben völlig abgeschlossenen Höhle lag. Dieser besaß die Gestalt eines nach oben zugespitzten Hohlkegels, dessen oberer Teil dem str. corn. angehörige Elemente einschloß. Eine Papille war auch schon vorhanden. Kohn vergleicht dies Bild mit „dem in jenem frühen Stadium der Haarentwicklung, in dem der primitive Haarkegel noch nicht mit der Außenwelt in Verbindung getreten ist". Also auch hier ist eine Verhornung ausgeblieben. Man könnte diese Anlage vielleicht mit meinem bei dem neugeborenen ♀ 17 gefundenen Haar vergleichen (Taf. 9, Fig. 8), das die Hautoberfläche noch nicht erreicht hat — sonst aber ganz normal angelegt ist — wo von oben das str. gran. und str. corn. eingewuchert ist. Jedenfalls scheint das bei seiner Anlage tief hinabgewucherte str. gran., an dessen Verbreiterung unten sich schon ein str. corn. gebildet hat, darauf hinzudeuten, daß auch hier bei diesem „Haarkegel" sehr früh das anormale Hinabwuchern des str. gran. und str. corn. beginnt. Kohn bezeichnet bei der letztgenannten Anlage das eingewucherte str. gran. mit Henlescher Schicht; ebenso nennt er bei seinem Pigmentzapfen das str. germ. eine typische Stachelschicht des Haarbalges. Bezüglich der verhornten Masse (str. corn.) gibt er aber zu, nicht eine Huxleysche Schicht und eine Haarcuticula voneinander abgrenzen zu können, da sich die Lamellen des str. corn. ohne weitere Differenzierung in den Balg hinein fortsetzen. Er vertritt also auch die besonders von Mertsching (1888) verfochtene Ansicht, daß das Haar mit seinem Schichten ganz der Oberhaut entspreche. Gegen diese Annahme sind die gewichtigsten Gründe vorgebracht worden. Einen hebt A. Segall (1918) besonders hervor: „Der Haarkegel bildet sich von der Papille des Haarbalges aus, die innere Wurzelscheide gehört also mit dem Haare genetisch zusammen". Nun sprechen ja allerdings meine Bilder der Haarborsten und Kohns von dem Pigmentzapfen sehr dafür, das str. gran. und str. corn. als innere Haarbalgschichten aufzufassen, da sie deren Stelle einnehmen. Aber es muß doch ganz besonders betont und hervorgehoben werden, daß die Schichtenbildung des str. gran. und str. corn. im Haarbalg als primäre, anormale Veränderung bei den Haaranlagen der

Nackthunde aufgetreten ist, noch ehe überhaupt sich ein Haarkegel gebildet hatte. Sie sind von oben hereingewuchert, stehen also bei Bildung der Haarborsten ganz gewiß nicht in genetischem Zusammenhang mit ihnen bei Bildung des Haarkegels, sind also auch nicht als innere Wurzelscheide aufzufassen, sondern einfach als die Oberhautschichten str. gran. und str. corn. Gerade diese Verhältnisse, wo die „innere Wurzelscheide" mit ihren Schichten wirklich von den Epidermisschichten direkt abzuleiten ist, beweisen durch die abnormen Bildungen, die sie hervorrufen, daß bei normalen Haaren, diese Ableitung nicht zu machen ist, sondern daß da die Entstehung der inneren Wurzelscheide genetisch eine andere ist.

Als primitivere Anlage beschreibt KOHN eine Epidermiseinstülpung, an der wieder alle Schichten beteiligt sind. Ein zusammenhängender Pigmentkörper ist nicht mehr vorhanden, während eine Papillenanlage nicht fehlt. Als letzte Andeutung von Haaranlagen sieht KOHN Epidermiseinstülpungen ohne Papillenanlage an, in deren str. corn. Pigment eingelagert sein kann, ferner linsenförmige Einlagerungen von Pigment im str. corn. und schwache Verdickungen der Keimschicht bei ungestörtem Hornlamellenverlauf. Diese primitivsten Haaranlagen haben bei ihm meist noch sehr beträchtliche Dimensionen, und seine in Fig. 4 abgebildete Anlage ist alles andere als ein schlanker Haarkeim. In dieser Beziehung weisen meine Ergebnisse die bedeutendsten Unterschiede gegen KOHNS Befunde auf. Außer einigen wenigen riesigen Hornlamellenanlagen, bei denen meist schon eine Papille vorhanden ist, sind alle primitiven Anlagen bei allen meinen Nackthunden normal schlank, zum wenigsten das untere Ende des Haarkeims. Außerdem besitzen sie sämtlich eine Papillenanlage, selbst die primitivsten, die sich erst durch eine Keimverdickung andeuten. — Voll ausgebildete Talg- und Schweißdrüsen fand F. G. KOHN nicht. Plumpe Aussackungen der Haarbälge sieht er als Anlagen von Talgdrüsen an, trotzdem eine Plasmadegeneration noch nicht eingetreten war. Diese Beobachtung stimmt im Prinzip voll mit meiner überein, der ich bei dem neugeborenen ♀ 17 bei den Haardurchbruchsstadien ähnliche Ausbuchtungen der äußeren Wurzelscheide fand. Schief ins Corium sich einsenkende Zapfen, die ich auch fand, und schlanke pigmentlose Tubuli hält KOHN für Schweißdrüsenanlagen. Der Ort der Drüsenanlage entspricht nach ihm völlig dem am normalen Haar bekannten, nur an den kleinsten Haaranlagen erlangt sie

eine gewisse Selbständigkeit. Der Grad der Entwicklung der Schweißdrüsen ist bei meinen Neugeborenen derselbe, ebenso die ziemliche Selbständigkeit. Bei den voll ausgebildeten Schweißdrüsen der älteren Hunde hängt die Selbständigkeit derselben nicht von dem Grade der Entwicklung der Haaranlagen ab. Bei der von KOHN in seiner Fig. 1 mit *Dr.* bezeichneten Bildung ist eine Schweißdrüse nicht zu erkennen, auch der Text gibt keinen Anhaltspunkt für die in der Zeichnung wiedergegebenen Verhältnisse.

Die Haut von KOHNS ausgewachsenem Nackthund zeigt ganz andere Verhältnisse. Das str. germ. ist sehr ärmlich ausgebildet, und stellenweise nur ein Kern im Querschnitt zu sehen. Ebenso ist das str. gran. nicht besonders ausgeprägt, im Gegensatz zu den Verhältnissen beim jungen Nackthund. Meine ♂ 11, ♂ 12, ♀ 18 und ♀ 19 bestätigen ganz dies Bild, das KOHN gefunden hat. Bei ♀ 18, ♀ 19 und ♂ 11 ist sogar stellenweise kein str. gran. mehr vorhanden. Ob diese Verhältnisse, wie KOHN meint, als Degeneration der Epidermis aufzufassen sind, ist mit voller Sicherheit nicht zu sagen; denn MAURER fand auch am normalen Hund stellenweise die „Zylinderzellschicht" gebildet von platten oder kubischen Elementen. Ebenso fehlte oft das str. gran. Insbesondere aber bestätigen meine Untersuchungen die von KOHN beschriebene starke Degeneration der Haaranlagen. Die Zahl der Anlagen ist gegenüber dem Neugeborenen stark vermindert und oft auf weiten Strecken keine Anlage zu sehen. Eine geringfügige Abweichung zeigen meine Befunde nur bezüglich der sogenannten Hornkugeln oder Epithelperlen. Diese von der Keimschicht losgelösten Bildungen finden sich bei mir nicht. Wohl deuten aber die bei ♀ 18 und ♀ 19 gefundenen kugeligen Haarbälge mit zerstörten Hornmassen, in denen bisweilen noch ein ganz unregelmäßig geformtes Haar steckt, auf den von KOHN behaupteten Ablösungsprozeß dieser Gebilde von der Keimschicht hin. Versprengte Haarreste und rudimentäre Bälge mit winzigen Härchen, die KOHN fand, fehlen auch allen von mir untersuchten Hunden. Der höchste Grad der Degeneration scheint bei meinem Hunde ♂ 11 vorzuliegen, wo nur noch primitivste Hornpfropfstadien auftreten und weder Borsten noch Hornperlen oder kugelige Haarbälge zu finden sind. Ebensowenig konnte ich zystös erweiterte Schweißdrüsen entdecken, die KOHN in der Kopfhaut des erwachsenen Nackthundes fand. Ein farbstoffspeicherndes Konkrement, das KOHN im erweiterten Lumen einer Schweiß-

drüse fand, wird meinem in den Ausführgängen der Schweißdrüsen gefundenen Sekret entsprechen.

Kohn hat seine Befunde beim Nackthunde mit der Hypotrichosis beim Menschen verglichen und in fast allen Punkten (außer dem der Pigmentation und Hyperkeratosis des Nackthundes) prinzipielle Übereinstimmung gefunden.

Diese Übereinstimmung ließ mich erwarten, auch in anderen Fällen einer Haarrudimentation Vergleichswertiges zu finden.

So möchte ich einige Angaben Webers (1886), Fjelstrups (1888), Japhas (1907) und Kükenthals (1889, 1909) über die Haut der Cetaceen erwähnen. Die Veränderungen der Cetaceenhaut werden auf die Anpassung an das Leben im Wasser zurückgeführt. „Als eines der wesentlichsten Merkmale fällt der Mangel an Haaren auf. Dieselben finden sich nur sehr vereinzelt bei einigen Spezies in dem erwachsenen Zustande vor. Auch ist hier wieder der Satz bestätigt, daß die Sinushaare zuletzt verschwinden. Nur diese sind bei einigen Cetaceen erhalten geblieben. Allerdings zeigen auch sie schon rudimentäre Veränderungen, so fehlen ihnen die Nerven, Muskeln und Talgdrüsen". Genauere Untersuchungen der genannten Forscher ergaben nun auch, daß außerdem bei vielen Cetaceen noch Gebilde auftreten, die als Haaranlagen gedeutet werden müssen. So fand Fjelstrup bei erwachsenen Tieren von Globiocephalus melas am Oberkiefer und Unterkiefer zahlreiche Poren, die teils zu kreisförmigen Porenfiguren angeordnet, teils vereinzelt standen. Das str. corn. senkt sich in diese Poren mit kegelförmigen Verdickungen ein. Ähnliche Bilder hatte Weber (1886) bei Balaenoptera sibbaldii gefunden. Ähnliches hatte auch Kükenthal (1889) bei Globiocephalus melas entdeckt; erneute Untersuchungen an Walen (1909) ließen ihn aber erst zur sicheren Deutung derselben als Haaranlagen kommen. So fand er am Kopfe von Delphinus tursio Porenfelder. „Auf Querschnitten durch eine Pore sieht man, daß das str. corn., welches sich ziemlich scharf von den darunter liegenden Epidermisschichten abhebt, follikelartig unter starker Verdickung in die Tiefe sinkt, etwa den dritten Teil der Dicke der Epidermis erreichend, oft auch seichter" (man vgl. Jen. Zeitschr. 1909, Taf. 43, Fig. 5). Ähnliche Bildungen fand er bei Delphinus delphis. Es ist sehr bemerkenswert, daß die am weitesten rückgebildeten Haare sich bei Cetaceen auch ähnlich wie bei den Nackthunden durch Einsackungen des str. corn. andeuten. Aller-

dings ist bei jenen die Rudimentation schon weiter vorgeschritten, da eigentliche Haarkeime fehlen.

Untersuchungen KÜKENTHALS (1897) und seines Schülers DOSCH (1915) an Sirenen, deren Haarkleid noch nicht ganz so reduziert ist wie das der Cetaceen — vor allem tritt embryonal noch eine reichere Behaarung auf — ergaben einige Haaranlagestadien, die meinen noch ähnlicher sind. So beschreibt KÜKENTHAL Anlagen von einem Neonatus des Manatus senegalensis: „Die Cutispapillen, welche sich in die Epidermis erstrecken, sind ganz eigener Art, indem sie dadurch gebildet werden, daß die Epidermis sich in ziemlich gleichmäßigen Abständen in die Cutis einsenkt." „Dadurch, daß auch die Oberfläche der Epidermis diesen Einsenkungen folgt, erhält die Oberfläche eine den Einsenkungen entsprechende Zahl von Gruben, die, wie bereits beschrieben, schon bei der äußeren Betrachtung der Haut ins Auge fallen." Die obersten Schichten des str. corn. haben sich größtenteils von den darunter liegenden abgelöst und ziehen tief in die Epitheleinsenkung hinein. „Auf Querschnitten sieht man sie mitunter tief im Innern der Epitheleinsenkung liegen, als ein homogen verhornter Strang, und es wird dadurch das Bild einer rudimentären Haaranlage vorgetäuscht, bei der noch ein Rest des Haarschaftes erhalten ist." „Die Anlage einer Cutispapille unter der Epitheleinsenkung ist größtenteils verschwunden, nur hier und da sieht man noch Reste derselben, als Bindegewebszellen, die an der Basis stärker angehäuft sind, und, die Epitheleinsenkung umfassend, als dünne Umhüllung jederseits nach oben ziehen. Wenn man die Abbildung, die KÜKENTHAL gibt (1889, S. 42, Fig. 11), mit meinen primitiven rudimentären Haaranlagen vergleicht, so fällt das prinzipiell Übereinstimmende sofort ins Auge. Ähnliches beobachtete DOSCH, der sagt: „Im größten Teil der Manatushaut hat sich die Epidermis in Papillen eingesenkt, an deren Bildung auch die höheren Schichten, sogar das str. corn. beteiligt sind. Dadurch entstehen auf der Hautoberfläche grubenartige Einsenkungen. Nach Befunden an Embryonen stellen die Epidermiszapfen rudimentäre Haaranlagen dar."

Also auch die Sirenen zeigen die bei den Nackthunden und Menschen (s. KOHN, 1911) beobachtete Eigentümlichkeit, daß bei Rudimentation von Haaranlagen ein Einwuchern des str. corn. stattfindet, allerdings nicht in so ausgedehntem Maße. Das wird aber daher kommen, daß die Nackthundhaut eine sehr starke Hyperkeratose zeigt, während bei Sirenen und auch Walen das

str. corn. nicht bemerkenswert dick ist. Daher hat auch das str. corn. durch seine mächtige Entwicklung und seinen viel lockereren Aufbau beim Nackthund einen so großen Einfluß auf die Form der Haaranlagen gewinnen können.

In der auch von KOHN erwähnten Arbeit R. BONNETS (1892) über Hypotrichosis congenita universalis wird der Fall eines nackt geborenen und im Alter von 5 Wochen gestorbenen Ziegenlamms besprochen. Wenn auch der Haarmangel und die Rudimentation des Haarkleides längst nicht den Grad des Nackthundes erreicht hat, und wenn auch die Bilder der in der Entwicklung gehemmten Haare ganz andere sind, so zeigt sich doch das Übereinstimmende mit den Nackthunden darin, daß die Hornschicht der Epidermis übermäßig entwickelt ist und mit zapfenartigen und zum Teil vollständig verhornten Fortsätzen weit in die Haarbalgmündung hereinreicht. Gegen die Spitze der Zapfen muß die Spitze der sich entwickelnden Haare anstoßen. So erklärt BONNET die Aufknäuelung der Haare im Balge (vgl. BONNET, Fig. 2—10, besonders Fig. 8). Also findet sich auch hier, wie beim Nackthunde, ein Einwuchern des str. corn. und veranlaßt offenbar die abnormen Bildungen bei der Entwicklung der Haare.

Bei weiterem Durchmustern der Literatur nach Arbeiten über Haarrudimentation stieß ich auf eine Untersuchung D. HECHTS (1914), der Talgdrüsen der Labia minora beim Menschen untersuchte. Auch hier sind die Haare im allgemeinen rückgebildet, nur äußerst selten sollen einzelne Haare auftreten. Die Haaranlagen beschreibt HECHT folgendermaßen: „Teils findet man Zapfen auf dem Stadium des einfachen Haarzapfens, teils findet man Zapfengebilde, die ungefähr das Stadium des Bulbuszapfens repräsentieren (im allgemeinen selten). Mehrfach findet man auch Zapfen der verschiedensten äußeren Formen; entweder dringen sie ganz gerade in das Bindegewebe ein, oder sie zeigen einen zur Oberfläche schräg geneigten Verlauf, oder sie sind mehrfach geknickt...“ „Manchmal zeigen sich Gebilde, die nicht nur wie bei den vorhin erwähnten Zapfen einem Haarzapfenrudiment, sondern einer auf schon weiterem Entwicklungsstadium stehen gebliebenen Haaranlage ähneln; man kann eine deutliche äußere Haarbalgschicht von einer inneren verhornten unterscheiden, die in ihrem Aussehen an die innere Wurzelscheide erinnert.“ „Im Innern mancher Zapfen bemerkt man einen schmalen, mehr oder weniger exzentrisch gelegenen Streifen von verhornten Zellen. Oft ist auch die ganze Innenschicht verhornt; man sieht dann auf

dem Querschnitt eine innere, in konzentrischen Lamellen angeordnete verhornte Schicht, umgeben von einer äußeren, noch intakten Epithelzellenschicht." Leider wird nicht gesagt, ob diese Lamellen Teile des str. corn. sind. Der Ausdruck Lamellen scheint aber dafür zu sprechen. So kämen dann also auch hier diese Hornlamellenpfropfstadien vor.

Die Haarrudimentation scheint also bei den verschiedensten Tierklassen unter den verschiedensten äußeren Bedingungen, als Anpassung sowohl (Cetaceen, Sirenen, Labia minora des Menschen), wie als erbliche Blastovariation (Nackthund, Mensch) stets oder sehr häufig von einer Einwucherung des str. corn. in primitiv gebliebene Haarbälge begleitet zu sein resp. stört die str. corn.-Wucherung die Entwicklung der Haare. Das scheint mir für eine große Wichtigkeit dieses eigentümlichen Vorganges bei der Haarrudimentation zu sprechen, und läßt selbst in rudimentären Abänderungen gesetzmäßige Vorgänge erkennen. Ob Rudimentation beim Menschen auch als nichterbliche Disharmonie auftreten kann, ist nicht sicher erwiesen.

Zusammenfassung.

Allgemein ergibt sich für die histologischen Verhältnisse der Nackthundhaut und seiner Abkömmlinge folgendes:

Bei jungen Tieren ist die Haut sehr dünn, so bei Kohns Neonatus und bei ♂ 16, ♀ 17, ♂ 26. Bedingt ist diese geringe Dicke durch das meist völlige Fehlen von Haaren. Die Dickenmessungen der Haut erwachsener Nackthunde ergeben ferner, daß auch das Alter eine sehr große Rolle für die Dickenentwicklung der Haut spielt. Die Hautdicke erwachsener Nackthunde ist normal. Bezüglich der einzelnen Hautschichten ist folgendes zu sagen. Die Subcutis mit ihrer Muskellage ist normal entwickelt. Das darüber liegende Corium ist sehr gleichmäßig (s. auch Kohn 1911). Die Bindegewebsfasern desselben lassen sich nur schwer von der Subcutis abgrenzen. Beim jungen Nackthunde (♂ 16, ♀ 17, ♂ 26) ist das Corium ziemlich kernreich, das str. germ. gut entwickelt; das str. cyl. läßt sich sehr gut erkennen, die Zellen des str. int. sind deutlich abgeflacht und haben querovale Kerne. Das str. gran. ist durch eine kräftige zwei bis dreifache Lage ausgezeichnet. Das str. corn. ist sehr gut entwickelt und zeigt selten Abblätterung.

Ganz anders sind dagegen diese Verhältnisse beim ausgewachsenen Nackthunde (Taf. 10, Fig. 23, 24). Das Corium zeigt eine ausgesprochene Kern- und Gefäßarmut; das str. germ. ist nur

stellenweise gut entwickelt, von sehr schwankendem Durchmesser und schwankender Zahl von Zellreihen. Ein eigentliches str. cyl. ist stellenweise nicht abzugrenzen. Das str. gran. ist meist nicht deutlich ausgeprägt und fehlt stellenweise ganz. Das str. corn. weist starke Abblätterung auf und bisweilen Ansammlungen von Hornlamellenmassen (♀ 18, ♀ 19, ♂ 11).

Die Haare sind im allgemeinen rudimentär geworden; es werden zwar Haarbälge und Papillen angelegt, aber es kommt nicht zur Bildung eines eigentlichen Haars. Ihren besonderen Charakter erhalten die Haarbälge dadurch, daß sie außer bei zwei Hunden, wo die Entwicklung dieser Abnormität (s. ♂ 16 u. ♀ 17) gerade im Gange war, alle von einem Hornlamellenpfropf ausgefüllt sind. Diese Hornlamellenwucherung ist bei weiterer Entwicklung der Haaranlagen ein Hindernis; es bilden sich in dem aufgelockerten Balge Borsten, die sehr kurz sind und eine abgeänderte Richtung der Haarzellen aufweisen. Auch normal angelegte Haare zeigen oft einen bis unter die Talgdrüsenmündung eingewucherten dicken str. corn. Belag. Die großen, weiter entwickelten Haaranlagen zeigen sich immer nur verstreut zwischen den primitiv gebliebenen. Die Haarentwicklung ist in den verschiedenen Altersstadien verschieden. Im Alter tritt, wie wir gesehen haben, nicht nur eine Degeneration des str. germ. und str. gran. (vgl. Kohn), sondern auch eine Auflösung der Haaranlagen ein. So haben die jungen Tiere noch Haarborsten. Jedoch wird der höchste Grad dieser Entwicklung, oft erst einige Wochen nach der Geburt erreicht, wie meine beiden Neonati beweisen, die noch keine Haarborsten haben und in deren primitive Anlagen erst das str. corn. zu wuchern beginnt. Kohns Neonatus zeigt dagegen schon der Form nach den „Borsten" gleichzusetzende Pigmenthaare. Die sekundäre Rückbildung der Hautcharaktere, deutet sich schon bei dem ½ Jahr alten ♂ 33 an, wo das str. germ. stellenweise Umänderungen erfahren hat, während bei dem 1⅓ Jahr alten ♀ 18 die Rückbildung der Haarkeime bereits weit fortgeschritten ist, indem sich ihre Zahl stark vermindert hat und neben primitiven Anlagen nur noch stark degenerierte riesige Haarbälge mit oder ohne Haarresten auftreten, die die Neigung zeigen, sich in die Tiefe zu verlagern, um dann wahrscheinlich später die von Kohn beschriebenen Hornkugeln oder Epithelperlen zu bilden, die schließlich, wie ♂ 11 beweist, auch vollständig verschwinden können. Die Degeneration der Haut- und Haarcharaktere findet bei meinen Hunden zwischen dem halben

und 4. Lebensjahre statt, setzt also schon sehr früh ein, obwohl die Entwicklung der Hemmungshaarstadien bei der Geburt noch nicht einmal den höchsten Grad erreicht hat.

Bemerkenswert ist, daß aus dem gleichen Wurfe stammende Nackthunde stets das gleiche Hautbild zeigen, so ♂ 16 und ♀ 17 mit sehr primitiven Haaranlagen, ♂ 26 und ♀ 27 mit Haarborsten, ♀ 18 und ♀ 19 mit Haarbündeln kurzer Haare und kugelförmigen riesigen Haarbälgen. Bei den Würfen behaarter Hunde und Nackthunde tritt also außer der Sonderung in behaarte und nackte Nachkommen keine weitere Sonderung dieser nackten Nachkommen in Hunde mit verschiedenen Hautcharakteren auf. Wohl aber kann sich eine Sonderung in dunkel- und hellfarbige Nackthunde zeigen (s. weiter unten). So ist ♂ 16 schwach pigmentiert und ♀ 17 ziemlich stark. Einige Besonderheiten verschiedener Nackthunde aus verschiedenen Würfen sind wahrscheinlich auch durch verschiedene Beschaffenheit der Elternpaare bedingt.

Was den Entwicklungsgrad der rudimentären Haaranlagen anbelangt, so kommen, wenn wir die Befunde bei allen Hunden zusammennehmen, alle Stadien vor. So zeigen ♂ 16 und ♀ 17 noch normale kurze Keime ohne Einsenkung der oberen Schichten, dann Keime mit Verdickung des str. gran. und schließlich solche mit Hornlamellenpfropf. Bei etwas längeren Keimen tritt auch schon eine Eindellung, die werdende Papille, am unteren Ende auf. Die Bildung einer richtigen Papille kommt nur bei größeren Anlagen zustande, die entweder eine riesige Entwicklung der im Keim versunkenen Hornlamellen zeigen, oder bei denen eine anormale Borste zu finden ist. Also selbst bei den ganz abnormen Haaranlagen zeigt sich die Papille abhängig von der an Stelle des Haars auftretenden riesigen Hornlamellenproduktion. Bei den meisten rudimentären Haaranlagen ist die Papillenanlage normal, d. h. sowohl bezüglich der Stellung der Kerne als der Form der Bindegewebszellanhäufung. Nur besteht oft die Neigung, den Keim halbmondförmig zu umgreifen. Bei Anlagen einiger Hunde sind aber die der Basalmembran am nächsten befindlichen Kerne auf diese in der Längsachse zugestellt. Auch findet man häufig unter der Anlage Bindegewebsfasern senkrecht nach unten ziehen, in denen meist wenige Bindegewebszellen mit langestreckten Kernen vorkommen. Bei ♀ 18 besonders, aber auch bei anderen, befindet sich unter einer sehr primitiven Anlage eine Papillenanlage, deren Zellen übergehen in einen nach unten ziehenden Strang dichtgelagerter Bindegewebszellen mit sehr langgestreckten

Kernen. Im allgemeinen ist diese rudimentäre Abänderung der Coriumbeschaffenheit aber selten. Bei einigen Hunden finden sich primitivste Anlagen, die stets schon eine Papillenanlage haben, und die sich nur durch eine Keimverdickung andeuten, die aber nicht eine normale, meilerförmige Stellung der Zylinderzellen aufweisen, sondern mehr oder weniger unregelmäßig in Form und Richtung gelagerte Kerne. Die Haaranhänge sind meist verloren gegangen, so fand ich nur bei einer Anlage einen schwachen, ausgebildeten m. arr. pil. Die Talgdrüsen sind auch verschwunden. Nur bei dem normal angelegten Haarkegelstadium deutet eine Ausbuchtung der äußeren Wurzelscheide eine Talgdrüsenanlage an. Die Borsten besitzen meist eine ausgebildete, wenn auch kleine Talgdrüse, deren Ausmündung meist sehr tief liegt. Die normalen Haare haben stets eine Talgdrüse, und zwar von jeder Form, sowohl alveoläre als mehr tubelös gestaltete. Der m. arr. pil. kann ihnen aber fehlen. Die Schweißdrüsen sind bei meinen und Kohns Neonati nur durch kurze Keime und Tubuli angelegt. Bei den älteren schon bei dem 3 Wochen alten ♂ 26, zeigen sich voll und normal ausgebildete Schweißdrüsen, die meist in einen rudimentären Haarbalg, seltener frei münden. Anormal bei ihnen ist nur die sehr weite trichterförmige Mündung, die durch das Einwuchern sehr lockerer Lamellen bedingt ist. Die schwarzblaue Färbung des Schweißdrüsenexkrets zeigt aber innerhalb der Hornlamellen die wahre Breite des Ausführganges an.

Die Pigmentierung der Haut erfolgt bei den verschiedenen Nackthunden durchaus nicht nach einem Schema. Bei den weißen Nackthunden beschränkt sich das Pigment fast ausschließlich auf die Keimschicht und das str. corn. Im allgemeinen besteht das Pigment aus Körnchen und Staub, seltener Schollen. Bei den dunklen Nackthunden ist außer im str. germ., das stärker pigmentiert ist als beim weißen Nackthund, auch in stärkerem Maße Pigment im Corium zu finden, und zwar stets in der Nähe der Haaranlagen, speziell der Papillenanlage resp. Papille; dort umgibt es meist die vom Keim entferntest liegenden Bindegewebskerne. Das Coriumpigment ist häufig scholliger als das der Epidermis. Eine ganz besondere Art der Pigmentierung zeigt ♂ 11, der nackte Stammhund. Die stärksten Pigmentansammlungen findet man hier in der Papillenanlage, die Zellkerne dicht umgebend, und von der Papillenanlage aus in der Nähe von nach der Subcutis ziehenden Blutgefäßen, hier meist schollig. Es scheint also im Alter eine Abwanderung des Pigments nach der

Subcutis zu einzutreten. Eigentliche Pigmentzellen sieht man höchst selten, meist handelt es sich um mehr oder weniger stark pigmentierte Zellen. Die besondere Anhäufung des Pigments in den Hornlamellenpfropfen und besonders in deren Mitte deutet noch auf den innigen Zusammenhang mit der Lage im normalen Haar hin. Sonst findet sich das Pigment in der ganzen Anlage verteilt, besonders am basalen Ende.

Bemerkenswert wäre noch die gute Ausbildung von glatten Muskeln in der Haut der ♂ 26 une ♀ 27, besonders bei letzterem; sie treten oft durch Abzweigungen in Verbindung mit den Haaranlagen. Im Gegensatz dazu fehlen die eigentlichen m. arr. pil., damit die Abhängigkeit des m. arr. pil. als eines typischen Haaranhangsgebildes von dem Entwicklungsgrade des Haars beweisend.

Für die Überlassung des Materials sowie für vielfache Hilfe in Rat und Tat, spreche ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Plate, meinen herzlichsten Dank aus. Auch Herrn Dr. A. Segall, Berlin, sowie Herrn Bergmann, Assistent am hiesigen anatomischen Institut, sei für vielfache Unterstützung und Anregung an dieser Stelle herzlich Dank gesagt.

Abkürzungen.

A.G.	=	Ausführgang.
A.W.	=	Äußere Wurzelscheide.
Bgw.	=	Bindegewebe.
Bgw.Hb.	=	Bindegewebiger Haarbalg.
Bgw.Str.	=	Bindegewebiger Strang.
Cor.	=	Corium.
H.	=	Haar.
Hck.	=	Höcker.
Hk.	=	Haarkeim.
I.W.	=	Innere Wurzelscheide.
K.	=	Kappe.
m.	=	Muskel.
m. arr. pil.	=	Musculus arrector pili.
pap.	=	Papille.
pap.a.	=	Papillenanlage.
pig.	=	Pigment.
str. corn.	=	Stratum corneum, Hornschicht.
str. cyl.	=	Stratum cylindricum.
str. germ.	=	Stratum germinativum.
str. gran.	=	Stratum granulosum.
str. int.	=	Stratum intermedium.

Schwdr. = Schweißdrüse.
Schwdr.A.G. = Schweißdrüsen-Ausführgang.
subc. = Subcutis.
Tgdr. = Talgdrüse.

Literaturverzeichnis.

1) AUBURTIN, Das Vorkommen von Kolbenhaaren und die Veränderungen derselben beim Haarwiederersatz. Arch. f. mikr. Anat. 1897, Bd. XLVII.
2) BACKMUND, Entwicklung der Haare und Schweißdrüsen der Katze. Anat. Hefte, Nr. 79/80, (Heft 23, Bd. XXVI.)
3) L. BECKMANN, Geschichte und Beschreibung der Rassen des Hundes. Braunschweig 1895.
4) BONNET, Studien über die Innervation der Haarbälge bei Haussäugetieren. Morph. Jahrb. 1878, Bd. IV.
5) Ders., Hypotrichosis congenita universalis. Anat. Hefte 1892, Bd. I, Heft 3.
6) v. BRUNN, Zur Kenntnis der Haarwurzelscheiden. Arch. f. mikr. Anat. 1895, Bd. XLIV.
7) M. BRAUN, Einiges über Phocaena communis. Zool. Anz. 1906, Bd. XXIX.
8) BUSCHKE, Experimenteller Beitrag zur Kenntnis der Alopecie. Berl. klin. Woch.-Schr. 1900, Nr. 53.
9) Ders., Über experimentelle Erzeugung von Alopecie durch Thallium aceticum. Verhdlg. der dtsch. dermat. Gesellsch. Breslau 1901.
10) Ders., Weitere experimentelle Untersuchungen über Alopecie und Lokalisation von Haarkrankheiten. Berl. klin. Woch.-Schr. 1903. Nr. 39.
11) Ders., Klinische und experimentelle Beobachtung über Alopecia (Hypotrichosis) congenita. Arch. f. Dermat. u. Syph. 1911, Bd. CVIII, Heft 1 u. 2.
12) L. CHODAKOWSKI, Anatomische Untersuchungen über die Hautdrüsen einiger Säugetiere. Diss. Dorpat 1871.
13) DOSCH, Bau und Entwicklung des Integuments der Sirenen. Diss. Jena 1915.
14) v. EBNER, Mikroskopische Studien über Wachstum und Wechsel von Haaren. Wiener akad. Sitz.-Berichte 1876, Bd. LXXIV.
15) ELLENBERGER und BAUM, Systematische und topographische Anatomie des Hundes. 1891.
16) EGGELING, Über die Hautdrüsen der Monotremen. Verhdlg. der anat. Gesellsch. auf d. 14. Vers. in Paria. 1900.
17) TH. EIMER, Über die Zeichnung der Tiere. Humboldt. Monatsschr. f. d. gesamte Naturw. 1885, 1886.
18) C. EMERY, Über die Verhältnisse der Säugetierhaare zu schuppenartigen Hautgebilden. Anat. Anz. 1893, XIII. Jahrg.

19) J. Feiertag, Über die Bildung der Haare. Diss. Dorpat 1875.
20) Fjelstrup, Über den Bau der Haut bei Globiocephalus melas. Zool. Anz. 1888, Bd. XI.
21) Flatten, Untersuchung über die Haut des Schweins. Diss. Berlin 1894.
22) Friedenthal, Beiträge zur Naturgeschichte des Menschen, Bd. IV. Jena 1908.
23) Garcia, Beiträge zur Kenntnis des Haarwechsels bei menschlichen Embryonen und Neugeborenen. Morph. Arbeiten, herausg. von Schwalbe, Bd. I, 1901.
24) Goette, Zur Morphologie der Haare des Menschen. Arch. f. mikr. Anat. 1868, Bd. IV.
25) Günther, Haarknopf und innere Wurzelscheide des Säugetierhaares. Diss. Berlin 1895.
26) Hancke, Über die systematische und morphologische Bedeutung bisher unbeachtet gebliebener Borsten am Säugetierkopfe. Berichte über die Senckenb. nat. Gesellsch. in Frankf. a. M. 1890.
27) Hecht, Beitrag zur Kenntnis der Talgdrüsen der Labia minora. Anat. Anz. 1914, Bd. XLVII.
28) Heller, Vergleichende Pathologie der Haut. Berlin 1910.
29) Henneberg, Die Verbreitung der Sinushaare bei den Säugern und beim Menschen. Anat. Hefte 1915.
30) Hesse, Zur Kenntnis der Hautdrüsen und ihrer Muskeln. Aus His u. Braune, Anatomie II, 1877.
31) Hietel, Schuppenförmige Profilierung der Hautoberfläche. Anat. Anz. 1916, Bd. XLIX.
32) Hoffmann, Über Talg- und Schweißdrüsen. Diss. Tübingen 1898.
33) Japha, Über die Haut nordatlantischer Furchenwale. Diss. Naumburg 1907.
34) Ders., Die Haare der Waltiere. Naumburg 1910.
35) Jess, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Haut der Haussäugetiere. Diss. Basel 1896.
37) Keibel, Ontogenie und Phylogenie von Haar und Feder. Ergebn. d. Anat. und Entw.-Geschichte 1896.
37) Keller, Die Abstammung der ältesten Haustiere. Zürich 1902.
38) Kohn, F. G., Beitrag zur Kenntnis der Haut des Nackthundes. Zool. Jahrb., Abt. Anat., 1911, Bd. XXXI.
39) Ders., Formenkonstanz ohne Reinzucht von Haushunden. Zool. Jahrb., Abt. Allg. Zool., 1913, Bd. XXXIII.
40) Krage, Vergleichende histologische Untersuchungen über das Praeputium der Haussäugetiere. Diss. Zürich 1907.
41) Kränzle, Untersuchungen über die Haut des Schweins. Arch. f. mikr. Anat. 1912.
42) Kükenthal, Vergleichend-anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Waltieren. Denkschr. d. med.-naturw. Gesellschaft zu Jena 1889, Bd. III, Abt. I.
43) Ders., Vergleichend-anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Sirenen. Semon: Zool. Forschungsreisen in Australien u. d. Malay. Archipel. Jena 1897.

44) Ders., Untersuchungen an Walen. Jen. Zeitschr. 1909, Bd. XLV.
45) Ders., Haare bei erwachsenen Delphinen. Anat. Anz. 1910, Bd. XXXV.
46) Lee und Mayer, Grundzüge der mikroskopischen Technik für Zoologie und Anatomie. Berlin 1910.
47) Marks, Untersuchungen über die Entwicklung der Haut, insbesondere der Haar- und Drüsenanlagen bei den Haussäugetieren. Diss. Berlin 1895.
48) Maurer, Fr., Haut-Sinnesorgane, Feder- und Haaranlagen, und deren gegenseitige Beziehungen. Morph. Jahrb. 1892, Bd. XVIII.
49) Ders., Zur Frage von den Beziehungen der Haare der Säugetiere zu den Hautsinnesorganen niederer Wirbeltiere. Morph. Jahrb. 1893, Bd. XX.
50) Ders., Die Epidermis und ihre Abkömmlinge. Leipzig 1895.
51) Meijere, de, Ist die Gruppenstellung der Säugetierhaare eine Stütze für die Maurersche Hypothese von der Ableitung des Haares von den Hautsinnesorganen niederer Vertebraten? Anat. Anz. 1899.
52) Ders., Über die Haare der Säugetiere. Morph. Jahrb. 1894, Bd. XXI.
53) Mertsching, Beiträge zur Histologie des Haares und Haarbalges. Arch. f. mikrosk. Anat. 1888, Bd. XXXI.
54) Nathusius, v., Das Wollhaar des Schafes mit vergleichender Berücksichtigung anderer Haare in der Haut. Berlin 1866.
55) Nieboda, Untersuchungen über die Haarrichtung der Haussäugetiere. Anat. Anz. 1917, Bd. L.
56) Okamura, Zur Lehre über die Wachstumsrichtung der Haare in der ersten Anlage. Monatsh. f. prakt. Dermatol. 1899, Bd. XXVIII.
57) Oyama, Entwicklungsgeschichte des Deckhaares der weißen Maus. Anat. Hefte 1903, Abt. I, Bd. XXIII, H. 73.
58) Paul, H., Über die Hautanpassung der Säugetiere. Jena 1884.
59) Rabl, Pigment und Pigmentzellen in der Haut der Wirbeltiere. Anatom. Hefte, II. Abt., Bd. VI, 1896.
60) Rawitz, B., Über den Bau der Cetaceenhaut. Arch. f. mikrosk. Anat. 1899, Bd. LIV.
61) Ders., Lehrbuch der mikroskopischen Technik. Leipzig 1907.
62) Reh, L., Die Schuppen der Säugetiere. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 1895, Bd. XXIX, N. F. Bd. XXII.
63) Reinke, Fr., Untersuchungen über die Horngebilde der Säugetierhaut. Arch. f. mikrosk. Anat. 1887, Bd. XXX.
64) Römer, Fr., Studien über das Integument der Säugetiere, I. Jen. Zeitschr. 1896, Bd. XXX.
65) Ders., Studien über das Integument der Säugetiere, II. R. Semon, Zool. Forschungsreisen 1898.
66) Ders., Studien über das Integument der Säugetiere, III. Jen. Zeitschr. 1898, Bd. XXXI.
67) Ders., Die Haut der Säugetiere. Ber. d. Senck. nat. Gesellsch. in Frankfurt a. M. 1904.

68) Scheuer u. Kohn, Vergleichende Befunde bei Hypotrichosis des Menschen und des Hundes. Arch. f. Dermatol. u. Syph. 1911, Bd. CIX.
69) Schimkewitsch, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere 1910.
70) Segall, A., Über die Entwicklung und den Wechsel der Haare beim Meerschweinchen. Arch. f. mikrosk. Anat. 1918, Bd. 91.
71) Siegel, R., Anatomische Untersuchungen über die äußere Haut des Hundes. Diss. Dresden 1907.
72) Sokolowsky, Über die Beziehungen zwischen Lebensweise und Zeichnung bei Säugetieren. Zürich 1895.
73) Stieda, Über den Haarwechsel. Biol. Zentralbl. 1887.
74) Ders., Über den Haarwechsel. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1867.
75) Stöhr, Lehrbuch der Histologie. Jena 1909.
76) Ders., Entwicklungsgeschichte des menschlichen Wollhaares. Anat. Hefte 1903, Bd. XXIII, H. 71.
77) Stirling, Beiträge zur Anatomie der Cutis des Hundes. Sächs. Ges. d. Wiss. Math.phys. 1875, Bd. XXVII.
78) Toldt, K., Schuppenförmige Profilierung der Hautoberfläche von Vulpes vulpes. Zool. Anz. 1908, Bd. XXXII.
79) Ders., Beiträge zur Kenntnis der Behaarung der Säugetiere. Zool. Jahrb. 1912, Bd. XXXIII.
80) Ders., Über die Hautzeichnung bei dichtbehaarten Säugetieren. Zool. Jahrb. 1913, Bd, XXXV.
81) Ders., Äußerliche Untersuchung eines neugeborenen Hippopotamus amphibius. Wien 1915.
82) Ders., Bemerkungen über das lokale Auftreten von Sinushaaren am Säugetierkörper. Zool. Anz. 1916, Bd. XLVI.
83) Waldeyer, W., Atlas der menschlichen und tierischen Haare. Lahr 1884.
84) Weber, M., Bemerkungen über den Ursprung der Haare und über Schuppen bei Säugetieren. Anat. Anz. 1843, 8. Jahrg.

Tafelerklärungen.

Taf. 8.

Fig. 1. Weißer Nackthund (♀ 21) mit den für alle Nackthunde typischen Hautfurchen. ca. $^1/_3$ verkleinert.

Fig. 2. Haut von ♀ 13, schwach vergrößert. Hautgrübchen mit den rudimentären Haaranlagen.

Taf. 9.

Fig. 3. Primitivster Haarkeim eines normalen Hundeembryos Zwergspitz) mit Bindegewebszellanhäufung direkt senkrecht unter der Anlage. ca. 260fache Vergrößerung.

Fig. 4. Primitivster Haarkeim eines normalen Hundeembryos (Zwergspitz) mit typisch schiefer Lage der Zylinderzellen und ent-

sprechender Anhäufung der Bindegewebszellkerne. ca. 260fache Vergrößerung.

Fig. 5. Primitiver, schief ins Corium wachsender Haarkeim eines normalen Hundeembryos (Zwergspitz). ca. 260fache Vergrößerung.

Fig. 6. Kolbig verdickter Haarkeim mit allererster schwacher Eindellung am unteren Ende als Beginn der Papillenbildung. In der Nähe Blutkapillaren. ca. 260fache Vergrößerung.

Fig. 7. Sinushaaranlage, unteres Ende schräg abgeschnitten. Haarschaft mit Kappe über die Haut ragend. ca. 260fache Vergrößerung.

Fig. 8. Rudimentärer, auf tiefster Stufe stehengebliebener Haarkeim von fast normalem Aussehen, aber starke Pigmentierung zeigend, besonders in der Nähe der Papillenanlage. Verdickung des str. gran., den Beginn der Hornpfropfbildung anzeigend. ca. 260fache Vergrößerung.

Fig. 9. Unten zusammengeschweißte Haaranlagen, in der einen bereits Haarschaft, in der anderen nur Hornlamellenpfropf. ca. 200fache Vergrößerung.

Fig. 10. Haaranlage mit ausgebildetem Haarschaft. Talgdrüsenanlage an einer Seite. Hinabgewuchertes str. corn. u. gran. ca. 170fache Vergrößerung.

Fig. 11. Primitive Haaranlage mit Sekundäranlage. ca. 260fache Vergrößerung.

Fig. 12. Haaranlage mit Hornlamellenpfropf, um einen rechten Winkel in der Mitte gekrümmt. ca. 200fache Vergrößerung.

Fig. 13. Primitive Haaranlage mit riesigem Hornlamellenpfropf und einer den Keim hufeisenförmig umklammernden Papillenanlage, ca. 200fache Vergrößerung.

Fig. 14. Primitive Haaranlage mit Musculus arrector pili. 135fache Vergrößerung.

Fig. 15. Primitive, breite Haaranlage mit schwachem Hornlamellenpfropf, riesiger Anhäufung von Bindegewebszellen der Papillenanlage und einem unter der Papillenanlage senkrecht in die Tiefe ziehenden Bindegewebsfaserstrang. ca. 170fache Vergrößerung.

Taf. 10.

Fig. 16. Schlanker Haarkeim mit Hornpfropf und dem Ausführgang einer Schweißdrüsenanlage neben sich. 135fache Vergrößerung.

Fig. 17. Haarkeim mit Hornlamellenpfropf und voll ausgebildeter Papille; in ihn Schweißdrüse mündend, deren Ausführungsgang von verhornten Fasern verstopft ist. 135fache Vergrößerung.

Fig. 18. Riesige, rudimentäre Haaranlage, mit Hornlamellen ganz erfüllt und mit einer fast vollendeten Papille. 135fache Vergrößerung.

Fig. 19. Haarbalg mit abnormer Haarborste, fast normaler Papille und mit tief hinabgewuchertem str. gran. u. corn. Innere Wurzelscheide fehlt. 135fache Vergrößerung.

Fig. 20. Etwas schematisiertes Bild eines Haarbalges mit Haarborstenresten und einer Talgdrüse. Auffallend schmale Haarwurzel. 75 fache Vergrößerung.

Fig. 21. Haarkeim mit Hornlamellenpfropf, sich unten in zwei Fortsätze teilend, unter jedem eine Papillenanlage. 170 fache Vergrößerung.

Fig. 22. Primitivste Haaranlage mit kleinem Hornlamellenpfropf, ungeordneten Zylinderzellen, Papillenanlage und einem in die Tiefe ziehenden Bindegewebsfaserstrang. 170 fache Vergrößerung.

Fig. 23. Zwei Haarkeime mit abnormen Papillenanlagen. 135 fache Vergrößerung.

Fig. 24. Haarkeim mit halbmondförmiger Papillenanlage, starker Pigmentierung derselben und Bindegewebsfaserstrang. 170 fache Vergrößerung.

Fig. 25. Primitivste, rudimentäre Haaranlage, sehr ähnlich einer normalen. 260 fache Vergrößerung.

Die Rüsselbildung bei Säugetieren der Gegenwart und Vorzeit.

Von

Arnold Jacobi.

(Aus dem Zoologischen Museum in Dresden.)

(Mit 8 Figuren im Text.)

Unter den Fortschritten, die Georg Cuviers osteologische Untersuchungen über die känozoischen Säugetiere in seinen „Ossemens Fossiles" der Zoologie einbrachten, war bekanntlich einer der fruchtbarsten die Verbindung der morphologisch und physiologisch vergleichenden Methode. Wohldurchdachte Schlüsse aus zahlreichen Beobachtungen führten ihn zu einem Verfahren — später das „Korrelationsgesetz" genannt —, durch das er aus der funktionell beeinflußten Form einzelner Tierbestandteile die Gestalt und Lebensweise des betreffenden Geschöpfes selber wiederherstellen lehrte. Obwohl sich Cuvier dabei wegen seines Untersuchungsstoffes überwiegend mit dem Skelettbau beschäftigte, hat er doch nicht versäumt, bei passender Gelegenheit auch Weichteile in Betracht zu ziehen. Dazu gehört der Versuch, aus der Größe und Lagerung gewisser Schädelknochen auf das Vorhandensein einer rüsselförmig verlängerten Nase bei gewissen eozänen Huftieren zurückzuschließen — Unternehmen, die für andere Vertreter dieser Ordnung in neuerer Zeit wiederholt worden sind. Auf Grund eigener Vergleiche an rezenten Formen habe ich den Eindruck gewonnen, daß nicht nur Cuviers Gedankengang mit Fehlern behaftet war, sondern daß die letzterwähnten Versuche überhaupt auf unhaltbarer Grundlage fußen. Die hiermit gelieferte Auseinandersetzung befaßt sich auch mit dem Vorkommen und der Bildung von Rüsselnasen bei den Säugetieren überhaupt, weil die Feststellung der morphologischen Bedingungen für solche bisher nicht scharf genug durchgeführt worden ist.

Zunächst müssen Cuviers Darlegungen besprochen werden, wofür ihre mehr oder weniger wörtliche Wiedergabe nicht zu umgehen ist. Er sagt bei der Beschreibung des Schädels von Palaeotherium magnum G. Cuv., eines Equiden, folgendes[1]: „Am Profil fällt die Form und Stellung der Nasenbeine auf. Diese überwölben bei den meisten Vierfüßern die Nasengruben der Länge nach bis zur Schnauzenspitze; sie berühren sich in ihrem ganzen Verlaufe mit den Maxillaria, und die äußere Nasenöffnung wird von den Nasenbeinen und den Zwischenkiefern begrenzt. Hier aber liegt die Sache anders; die Intermaxillaria berühren sich überhaupt nicht mit den Nasalia“. Und weiterhin (S. 47) zeigt er, daß sich die Nasalia nur eben mit dem dorsalen Rande des Proc. frontalis der Maxillaria berühren und „ganz frei wie ein Wetterdach“ über dem proximalen Rande der oben ganz freiliegenden Nasenöffnung schweben. „Bei unserem Tier haben wir eine schiefe und sehr lange Nasenöffnung; sie wird von drei Knochenpaaren umrahmt, den Intermaxillaria, Maxillaria und Nasalia, und die Nasenbeine, statt sich mit den Kieferknochen zu vereinigen, ragen frei über die Nasenöffnung hinaus. Nur bei drei Tiergattungen liegen drei Knochenpaare um die äußeren Nasenlöcher, nämlich den Nashörnern, Elefanten und Tapirn, und die letzteren beiden sind die einzigen, bei denen die Nasenbeine so schwach und kurz sind wie bei unserem Tiere. Bei den Nashörnern dagegen sind sie so lang wie die Schnauze und von außerordentlicher Stärke, um dem Horn zur Stütze zu dienen. Das Pferd ähnelt ihnen in der Schiefe der Öffnung und durch das Überhängen der Nasenbeinenden, oder mit anderen Worten, durch den beiderseitigen tiefen Einschnitt unter den letzteren, aber die Intermaxillaria verlängern sich längs der knöchernen Nasenöffnung soweit nach hinten, daß sie die Nasalia erreichen und sich mit ihnen verschränken. Aus dieser Ähnlichkeit des Knochengerüstes darf man mit Recht Rückschlüsse ziehen auf eine Ähnlichkeit der daran haftenden Weichteile; deshalb haben Elefant und Tapir einen Rüssel, und die Nashörner besitzen in der Oberlippe, die Pferde aber in dem Schnauzenende eine Beweglichkeit, die sich aus der tapirähnlichen Einrichtung herleitet. Bei der Verschiedenheit im Bau der Zwischenkiefer kann Palaeotherium magnum keinen Rüssel wie der des Elefanten gehabt

1) 1835, p. 46—50.

haben, folglich muß man die drei anderen Gattungen zum Vergleiche heranziehen."

Auf Grund dieser Betrachtungen, welche die Länge der Nasenbeine zur Ausbildung eines Rüssels in Beziehung setzen, hat CUVIER weiterhin die Kopfbildung von Palaeotherium medium und minus und der artiodaktylen Gattung Anoplotherium wiederhergestellt[2]). Er schreibt dabei P. magnum G. CUV. und medium*) G. CUV. entsprechend den kurzen, wie beim Tapir gebauten Nasenbeinen einen Rüssel zu, der etwa demjenigen von Tapirus americanus BRISS. gleichkommt, während P. minus G. CUV. mit halbwegs verlängerten Nasalien ein entsprechend kürzeres Organ und Anoplotherium commune G. CUV. mit distal weit vorgezogenen Knochen gar keinen hat.

Diesen jedenfalls begründeten Vermutungen CUVIERS hat GAUDRY[3]) Zweifel entgegengestellt, die aber der zureichenden Begründung entbehren. Wenn er es für zweifelhaft erklärt, daß alle Arten von Palaeotherium einen Rüssel gehabt hätten, so rennt er damit offene Türen ein, denn CUVIER hat ihn nur für drei von sechs Arten vorausgesetzt, und wenn er das Vorhandensein bei Palopl. minus leugnet, so gibt er außer einem wenig klaren Hinweis auf die geringere Größe der Nasenöffnung dafür keine Gründe an. Auch ZITTEL gibt sowohl CUVIERS wie GAUDRYS Äußerungen mißverständlich wieder[4]).

Obwohl man CUVIERS Schlußfolgerungen für die Rekonstruktion jener Kopfbildung durchaus beitreten kann, müssen die Voraussetzungen dazu, die er auf Einrichtungen des Gesichtsschädels lebender Ungulaten gründete, in mehrerer Hinsicht berichtigt werden. Bevor dies geschieht, möchten aber Fragen nach dem Vorkommen rüsselähnlicher Bildungen bei Säugetieren überhaupt und den damit zusammenhängenden Gestaltungen der Hart- und Weichteile eine Beantwortung finden, um mit der Feststellung, was das Wesen eines Rüssels ausmacht, zu schließen.

Als Rüsselträger lassen sich, wenn man jede Verlängerung der äußeren Nase zum Merkmal nimmt, folgende Gattungen

---

2) p. 56, 68, 94, Tab. 147.
*) Jetzt zu Paloplotherium OWEN gestellt.
3) 1864, in Bull. Soc. Géol. France, Tome XXI, p. 312; 1865 Nocev. Arch. Mus. Vol. I, p. 15 f.
4) 1891/93, Handb. d. Pal., Bd. IV, S. 246.

und Arten aufzählen, ohne in Einzelheiten die Vollständigkeit zu erzielen:

Marsupialia.

Hypsiprymnodon, Perameles, Choeropus.

Ungulata artiodactyla.

Madoqua. Saiga. † Sivatherium? Suidae.

Ungulata perissodactyla.

Tapirus. † Paloplotherium? † Palaeotherium.

Ungulata proboscidea.

Elephas und Vorfahren.

Ungulata litopterna.

† Macrauchenia?

Pinnipedia.

Cystophora. Macrorhinus.

Carnivora.

Nasua.

Insectivora.

Sorex und verwandte Gattungen,
Erinaceus,
Talpa u. Verw., besonders Myogale,
Gymnura,
Macroscelides u. Verw.

Primates.

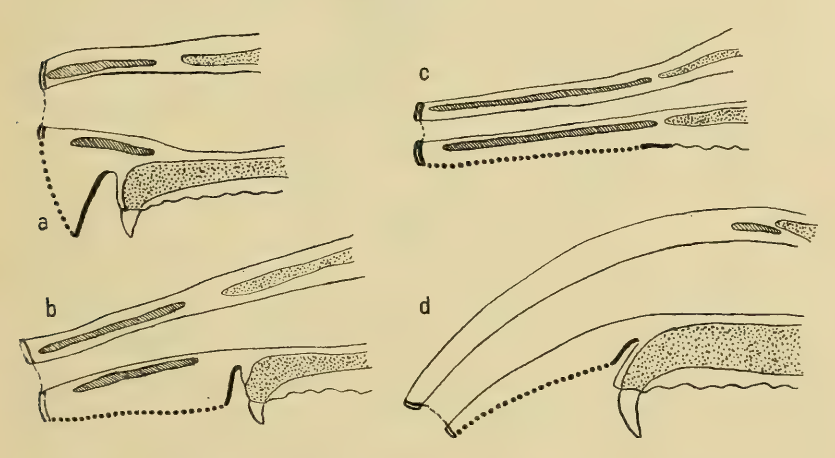
Rhinopithecus. Nasalis.

Wie die Träger dieser Gebilde systematisch weit abstehenden Ordnungen angehören, so sind auch die Rüssel morphologisch recht ungleichwertig. Ein Versuch, in die Rüsselformen verschiedener Säugetiere Ordnung und Einsicht zu bringen, ist meines Wissens nur von Boas[5]) gemacht worden, doch zieht er dabei einige Gruppen nicht in Betracht. Bei der grundsätzlichen Bedeutung von Boas' Arbeit, weil sie auch in dänischer Sprache und in einer nicht ohne weiteres zugänglichen Gesellschaftsschrift erschienen ist, halte ich es für angebracht, ihre Grundgedanken, auf die ich noch zurückkommen muß, hier wiederzugeben.

Diejenigen Teile des Gesichts, zumal die zur Oberlippe gehörenden, welche vor der Gingiva liegen, und deren dorsaler Abschluß als Nasenrücken bilden die Schnauze. In sie hinein erstreckt sich der distale Teil des Nasenknorpels. Eine verlängerte Schnauze nennt Boas Rüssel oder „Schnabel" und spricht darauf-

5) 1908.

hin von „Rüsseltieren". Er unterläßt jedoch die Bestimmung, was eine verlängerte Schnauze ist, vielmehr muß der Leser sich die Vorstellung davon erst aus den weiteren Ausführungen entnehmen. Bei der gewöhnlichen Säugerschnauze, z. B. des Hundes (Textfig. 1 *a*), ist die äußere oder distale Fläche der Oberlippe senkrecht gestellt. Bei der sich zum Rüssel verlängernden Schnauze wird diese Fläche geneigt, bis sie mehr und mehr nach unten zu liegen kommt. Ein Beispiel ist der Nasenbär (Textfig. 1 *b*). Also entspricht die Ventralfläche des Rüssels der Außenfläche der Oberlippe. Diesen Stellungswandel sieht man beim Dachs verwirklicht, wo die Oberlippe in schiefem Winkel steht. Ähnlich wie beim Nasenbären ist die Rüsselform beim Schwein, Maulwurf



Textfig. 1. *a* Hund (Canis), *b* Rüsselspringer (Macroscelides), *c* Nasenbär Nasua), *d* Tapir (Tapirus). Einfache starke Linie = Schleimhautseite der Oberlippe. Doppelte starke Linie = Umgebung des Nasenloches. Punktierte Linie = Vorderfläche der Oberlippe. Schraffiertes Feld = Knorpel. Punktiertes Feld = Knochen. Nach Boas 1908.

u. a. m. Andere Insectivora, wie Erinaceus, Centetes und Macroscelides (Textfig. 1 *c*) weichen davon nur insoweit ab, als auch die Schleimhautseite der Oberlippe in die Wagerechte verschoben ist; sie wird dann zur geradlinigen Fortsetzung der ursprünglichen vorderen, jetzt der unteren Rüsselfläche und setzt sich proximal in den harten Gaumen fort, soweit nicht Zähne eine Scheidewand bilden. Beim Tapir (Textfig. 1 *d*) und Elefanten ist die Bildung äußerlich von den eben geschilderten nicht verschieden, aber der innere Bau bietet manches Besondere.

Bei allen Rüsseltieren, mit Ausnahme dieser beiden, setzt sich nämlich der Nasenknorpel durch den ganzen Rüssel bis in

seine Spitze hinein fort. Er ist beim Schweine fast unbeweglich mit dem Schädel verbunden, nur die Rüsselspitze ist beweglich. Bei Talpa und Macroscelides verkalkt der Knorpel zum Teil, was die Beweglichkeit des Rüssels sehr vermindert. Weit regbarer ist er bei Nasua, wo zwischen beiden Teilen lockere Verbindung besteht*). Aber im ganzen ist die Beweglichkeit des Rüssels bei den Säugetieren recht begrenzt und er besteht hauptsächlich aus dem Nasenknorpel und der Haut — ausgenommen Tapir und Elefant. Bei ihnen reicht der Nasenknorpel, von dem überhaupt nur der Anfangsteil dicht vor den Nasenbeinen erhalten ist, nicht bis in den Rüssel hinein, so daß dieser nur aus Weichteilen besteht. Dadurch ist seine Beweglichkeit beträchtlich vermehrt und er wird beim Elefanten sogar ein Greifwerkzeug; beim Tapir kann er der Kürze wegen nicht so viel leisten, aber im Aufbau und dem Muskelreichtum ähnelt er ihm. Dagegen dient der Rüssel anderer Säugetiere nur zum Fühlen und Riechen, bisweilen auch zum Wühlen.

Diesen Darlegungen von Boas gegenüber lassen sich die Äußerungen anderer Morphologen nur ganz kurz auf den Gegenstand ein. So versteht Max Weber[6]) unter Rüssel „die Verlängerung der äußeren Nasenöffnungen, häufig unter Beteiligung der Oberlippe“. Und His[7]) sagt an einer Stelle: „Hebt sich die Nase so weit vom Kiefergebiete ab, daß zwischen den Nasenlöchern und der Lippe ein längerer Abstand entsteht, so nimmt die hervortretende Nase den Charakter eines kürzeren oder längeren Konus an und wir bezeichnen sie nun als Rüssel“.

Vor weiterem Eingehen auf die mit dem Vorkommen eines Rüssels verbundene Umbildung des Gesichtsschädels muß aber noch einiger Vorkommnisse gedacht werden, die Boas nicht berücksichtigt hat. Dahin gehört zunächst die Nase der Saigaantilope (Saiga tartarica L.). Sie ist von Murie[8]) und Glitsch[9]) anatomisch untersucht worden, von letzterem aber ist

*) Ähnlich dürfte es bei Myogale und Rhynchocyon sein, die ausgesprochene Tastrüssel haben. Ob die von J. F. Brandt (1851 in: Mélanges biol. St. Pétersb., Tome I, p. 183) über die erstere angekündigten Mitteilungen erschienen sind, kann ich literarisch nicht ermitteln.

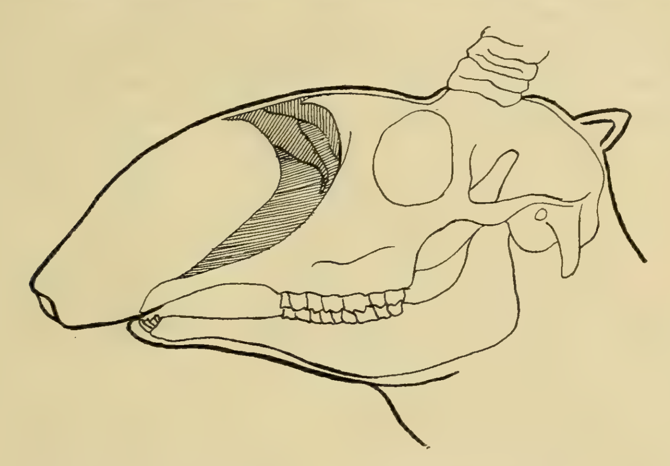
6) 1904, Die Säugetiere, S. 156.

7) Angeführt bei Wiedersheim, S. 343.

8) 1870.

9) 1870, aber wirklich erschienen erst 1871.

die Wiedergabe wenig gewandt, und die Abbildungen entbehren der Deutlichkeit. Das im männlichen Geschlechte am stärksten verlängerte Organ (Textfig. 2) ist im Profil und in den seitlichen Begrenzungen halbmondförmig, also nach den terminalen Nasenlöchern hin verschmälert und der Verlängerung fähig. Im Zustande der Erschlaffung hängt die Nase einige Finger breit über die Unterlippe herab, während sie beim Fressen und besonders beim Wittern scharf nach rückwärts gezogen und dabei in eine



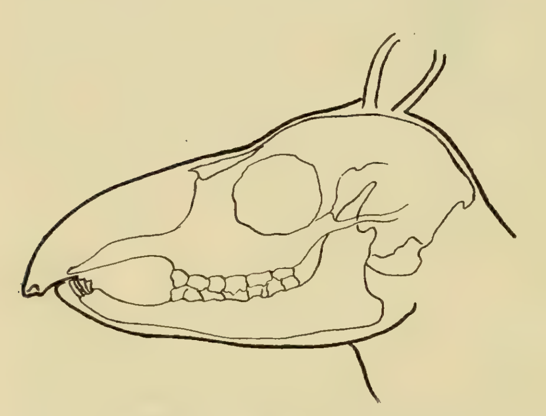
Textfig. 2. Saiga tartarica L. — Die Nasenknorpel schraffiert.

Menge von Querfalten gelegt wird. Dieser Rüssel enthält, weil die Nasenbeine*) nur wenig über die hintere Begrenzung der

*) Über die Ausdehnung der Nasalia sind bisher falsche Angaben gemacht worden. Sowohl PALLAS (1777, Spicilegia Zoolog., Vol. XII, p. 44) wie GLITSCH (1870, S. 5) behaupten, daß sie fehlen, wofür letzterer in seiner wenig klaren Darstellung eine Verlängerung der Frontalia als Ersatz zu betrachten scheint. MURIE (1870, S. 459) erwähnt sie zwar als vorhanden, hat aber ihre hintere Begrenzung verkannt, weshalb er die Länge nur auf 1 engl. Zoll (25 mm) angibt. In Wirklichkeit erreichen sie je nach dem Alter bis 42 mm Länge, aber sie sind hinten merkwürdigerweise völlig mit den Stirnbeinen verwachsen, ohne eine Spur von Trennungslinie oder Sutur. Dies ist so bei beiden Geschlechtern und auch schon bei jungen Tieren (ganz jugendliche Schädel habe ich nicht zur Verfügung). Indessen kann man — was die Vorgänger übersehen haben — die ursprüngliche Länge fast vollständig an der medianen Berührungskante verfolgen, die geradlinig verläuft. Da wo die Kante in eine gezähnelte Linie, nämlich in die Sutura frontalis übergeht, beginnen eben die Stirnbeine. Was MURIE anscheinend als Hinterränder genommen hat, sind unregelmäßig auftretende Querfurchen in der Dorsalfläche der Nasenbeine.

Nasenöffnung vorspringen und die Nasenknorpel sehr verkürzt sind, distal von den Molaren gar keine Hartteile, sondern ist von häutig-muskeliger Beschaffenheit.

Der Saiga schließen sich einige afrikanische Antilopen der Gattung Madoqua Ogilby in der Nasengestalt an, und zwar M. kirkii Günth., M. damarensis Günth. und M. guentheri Thos., die einen beweglichen Rüssel haben, während bei den übrigen Gattungsgenossen die Nase von der gewöhnlichen Bildung der Wiederkäuer ist. Das Gebilde von M. kirkii scheint nach den Abbildungen wenig über die Unterlippe hinauszuragen, so daß die Kopfbildung ungefähr wie bei der jungen Saigaantilope, nur weniger plump, erscheint, aber bei M. guentheri wird die Muffel dem Tapirrüssel — wenigstens einiger Arten — in Gestalt und Länge ähnlich (Textfig. 3). Genauere Beschreibungen des äußeren Baues der weichen Nase, geschweige ihrer Anatomie, gibt es noch nicht.

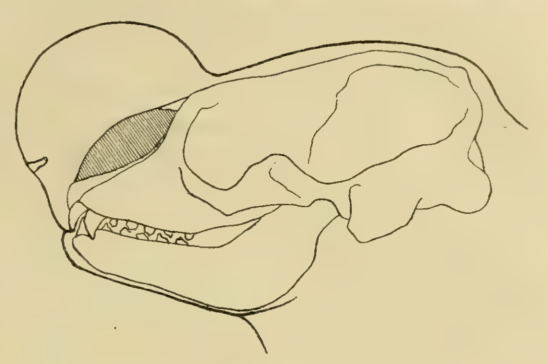


Textfig. 3. Madoqua guentheri Thos.

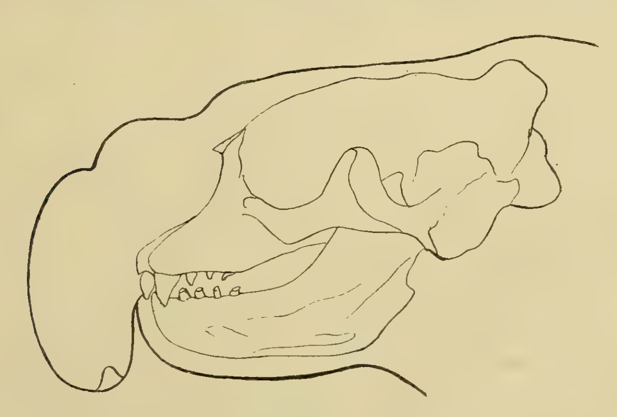
Als nächste Ordnung kommen die Flossenfüßer in der Unterfamilie der Blasenrobben (Cystophorinae) in Betracht, mit den beiden Gattungen Klappmütze (Cystophora Nilss.) und Seelefant (Macrorhinus Fr. Cuv.). Beide haben nur im männlichen Geschlecht einen Rüssel und nur von der ersteren Form ist er genau beschrieben, während die Verhältnisse bei der Elefantenrobbe trotz des neuerdings reichlich von Sammelexpeditionen (Walter Rothschild, American Museum of Natural History u. a. m.) erbeuteten Materials noch nicht genauer untersucht worden sind. Aus der einzigen, weit zurückliegenden Mitteilung von Rapp[10]) über die Klappmütze (Cyst. cristata Erxl.) läßt sich folgendes entnehmen. Die äußeren Nasengänge des Männchens sind ungemein erweiterungsfähig und können durch

10) 1829, in: Archiv f. Anat. u. Phys., S. 237—241; Tab. 7 (S. 237—239).

eingepreßte Atemluft bei verschlossenen Nasenlöchern zu einer Blase von der Größe eines Menschenkopfes aufgetrieben werden (Textfig. 4). Äußerlich ist die Blase einheitlich, innerlich durch eine häutige Scheidewand (also das Septum mobile) längsgeteilt, während die Nasenknorpel sich auf einen proximalen Rest des Septum cartil. beschränken. Im erweiterten Zustande ragt die Blase mit ihrer distalen Peripherie zwar beträchtlich über den Unterkiefer vor, aber man kann zweifelhaft sein, ob sie sich dem Rüssel der anderen Rüssel träger gleichstellen läßt, weil hier die kegelförmige Verlängerung der Nasenspitze fehlt. Anders liegt das bei Macrorhinus (Textfig. 5), der einen echten verlängerten Rüssel besitzt; er wird aber nicht durch Luft gebläht, sondern von Muskeln aufgerichtet[11]).



Textfig. 4. Cystophora cristata Erxl.



Textfig. 5. Macrorhinus leonium L.

Was die Verhältnisse bei Elephas, Tapirus, Nasua und den Insektivoren anbelangt, so hat Boas das zum Vergleiche nötige gebracht, was ich oben auszugsweise wiedergegeben habe. Zu berücksichtigen bleiben noch die Primaten mit den ost-

11) Vgl. Townsend, C., 1912, in: „Zoologica“ (New-York), Vol. I, p. 166—167, fig. 53—60.

asiatischen Nasenaffen der Gattungen Rhinopitheus A. M.-Edw. und Nasalis E. Geoff. Bei der ersteren Gattung darf man unter den früher gemachten Voraussetzungen überhaupt nicht von einem Rüssel sprechen, sondern nur von einer, übertriebener menschlicher Bildung vergleichbaren, Stumpfnase. Das nach Alter und Geschlecht in der Größe und Form sehr wandelbare Gebilde des Nasenaffen von Borneo (Nasalis larvatus Wurmb) würde der, freilich mehr als wünschenswert verallgemeinernden, Hisschen Begriffsbestimmung der Rüssel entsprechen, nicht aber der Boasschen, zumal es jetzt außer Zweifel steht, daß der Nasenvorsprung von Nasalis weder zum Fühlen noch zum Greifen dient. Überhaupt haben sich die Berichte über die Natur des Gebildes bis zum heutigen Tage in den auffälligsten Widersprüchen bewegt, die sogar in der neuesten Bearbeitung von Brehms „Tierleben"[12]) mitgeführt werden, obgleich die Beobachtungen von Nieuwenhuis[13]) eigentlich jeden Zweifel beseitigen. Er sagt nach dem Verhalten in der Freiheit und in der Gefangenschaft: „Ich beobachtete niemals, daß sogar große alte Männchen sich mit ihrer Nase abgaben, oder daß sie ihnen irgendwie lästig gewesen wäre. Auch bemerkte ich niemals eine auffallende Veränderung in Umfang oder Gestalt der Nase; sie hängt immer vor dem Munde herunter als ein ziemlich steifes, nebensächliches Anhängsel, auch wenn Gefangene in Furcht oder Erregung sind". Demnach wird man der Schlußfolgerung Wiedersheims[14]) in seiner Abhandlung über Nasalis nicht beitreten können, wenngleich er durch vergleichend-anatomische Untersuchung zu ihr kommen mußte: „Eines steht nach meinen Befunden außer allem Zweifel, nämlich das, daß die Nase als Ganzes nicht nur unter Muskeleinfluß steht, sondern daß sie ein extrem bewegliches Organ darstellt, und daß sie in dieser Hinsicht, abgesehen vom Elefanten- und vielleicht Tapirrüssel, alle anderen Rüssel-, Schnauzen- und Nasenbildungen in der ganzen Säugetierreihe weit hinter sich läßt". Da die Beobachtungen am Lebenden unbedingt den Ausschlag geben, muß diese Feststellung als widerlegt gelten, die Nasalisnase nicht als ein Rüssel, sondern als eine der vielen Artauszeichnungen betrachtet werden, deren wahre Bedeutung wir noch nicht kennen.

12) 1916, Säugetiere, Bd. IV, S. 611.

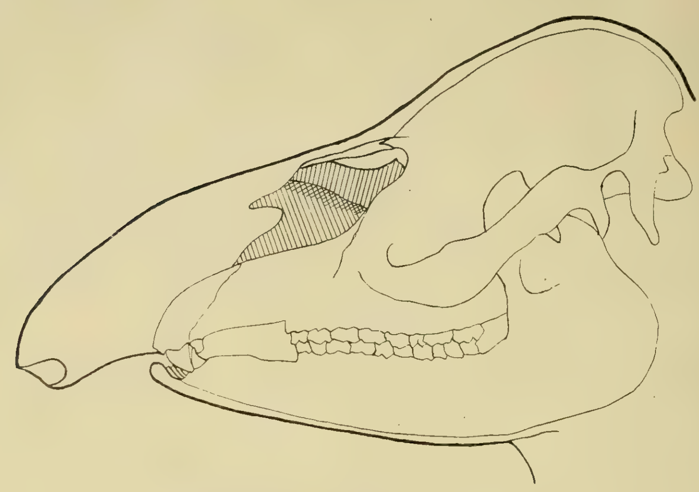
13) Mitgeteilt von Jentink, 1902, in: Notes Leyden Mus., Vol. XXIII, p. 121.

14) 1901, S. 338.

Nachdem wir so die Reihe der Rüsselträger durchlaufen und die Beschaffenheit ihrer Rüsselgebilde in den Grundzügen festgestellt haben, möge die Betrachtung sich zunächst der Gestaltung der beteiligten Schädelknochen zuwenden. Als Cuvier die hierher gehörigen Bedingungen zu ermitteln suchte (s. oben), legte er Wert auf die Feststellung, daß bei Säugetieren, welche einen Rüssel oder wenigstens eine verlängerte Oberlippe haben wie die Nashörner, die Nasenbeine und Zwischenkiefer sich nicht berühren, sondern durch den aufsteigenden Fortsatz des Oberkiefers in verschieden weitem Abstande getrennt bleiben. Hierbei ist Cuvier der bei seiner Kennerschaft der vergleichenden Osteologie sehr befremdliche Irrtum unterlaufen, den Elefanten jene Anordnung mit zuzuschreiben, während in Wirklichkeit die Intermaxillaria in besonders enger Berührung mit den Nasalia stehen. Dagegen hätte er Alce und Camelus als weitere Beispiele heranziehen dürfen. Es gibt indessen keine Abhängigkeit zwischen jener Trennung der Nasenbeine von den Zwischenkiefern und der Rüsselbildung, denn sie kommt in ganz sprunghafter Verteilung bei vielen Ungulaten und Pinnipediern vor, die nicht einmal Ansätze zu einer Schnauzenverlängerung haben. Zum Beispiel sind bei allen telemetakarpen Cerviden der neuen Welt, einschließlich Rangifer, die beiden Knochenpaare getrennt, bei den altweltlichen Gattungen Capreolus und Hydropotes in Berührung; innerhalb der Traguloidea ist es bei den Gattungen Hyomoschus und Tragulus ebenso; unter den Antilopen schwankt es bei Cephalophus, Capricornis und Gazella, sowie bei der Hirschgattung Elaphodus sogar zwischen den Arten; auch Seehunde und Ohrenrobben zeigen jede Veränderlichkeit.

Irrig ist auch die Beziehung, welche Cuvier (S. 49—50) zwischen der Verlängerung der Oberlippe des Pferdes und der Stellung der Nasenbeine macht, indem er deren freies Herausragen, das den tiefen Einschnitt zwischen Nasale und Intermaxillare bedingt, mit der Anordnung bei Tapirus (Textfig. 6) vergleicht. Diese Parallele ist nicht haltbar, denn erstens ist doch noch ein gewaltiger Unterschied zwischen dem Tapirrüssel und der Pferdelefze, zweitens findet sich bei anderen Ungulaten derselbe Bau, ohne Verlängerung der Schnauze. So ist es bei den Nashörnern, wo zwischen Rhinoceros simus, Rh. bicornis und Rh. unicornis der Übergang von einer rinderähnlich breiten, stumpfen Muffel zu der zipfelbewehrten Oberlippe vollzogen ist, während das Knochengerüst kaum abweicht. Und die merkwürdige

Antilope Budorcas (Textfig. 7) hat fast ebenso freigestellte Nasalia wie Tapirus indicus, aber keine Spur von einem



Textfig. 6. Tapirus terrestris L.

Rüssel. Bei dieser Gelegenheit möchte auf die den Tatsachen zuwiderlaufenden Annahmen hingewiesen werden, die sich Gaudry



Textfig. 7. Budorcas tibetana M.-E.

zum Zwecke einer stammesgeschichtlichen Ableitung gemacht hat. Nach Depérets [15]) Wiedergabe ist die Entwicklung der Familie

---

15) Die Umbildung der Tierwelt, deutsch von Wegner. 1909, S. 140. — Die eigentliche Quelle war bibliographisch nicht zu ermitteln.

der Rhinocerotiden von GAUDRY auf Grund der schrittweisen Entwicklung der Nasenknochen von Palaeotherium aus dem Eozän an bis zu den heute lebenden zweihörnigen Nashörnern verfolgt worden: diese Reihe würde mit dem Palaeotherium medium beginnen, dessen schlanke und ein wenig langgestreckte Nasenbeine darauf schließen lassen, daß es „einen fleischigen Rüssel besaß" usw. Mit diesem Rückschlusse vermehrt GAUDRY die Verwirrung, die er in die Frage der Rüsselbildung bei den Palaeotheriinen getragen hat (s. oben), denn es wurde bereits angedeutet, daß CUVIER auf dem richtigen Wege war, als er die Rekonstruktion dieses Organs nach der Analogie mit lebenden Säugetieren versuchte und dabei gerade die Verkürzung der Nasenbeine mit der Verlängerung der Nase in Verbindung brachte. In denselben Fehler ist LYDEKKER [16]) verfallen, indem er Hippidium und Onohippidium wegen der außerordentlich langen Nasalien „eine Art kurzen Rüssels, dem der Saigaantilope vergleichbar", zuschrieb, obwohl er selber zugesteht, daß die Nasenbeine bei diesem Tiere gerade verkürzt seien; er muß dann schwierige Gedankensprünge machen, um die Ungereimtheit, aus einem Gegensatze ein und dasselbe zu erklären, zu beseitigen.

Auf eine andere Weise ist STUDER [17]) dazu gekommen, bei Onohippidium und Hipparion (proboscideum STUD.) das Vorhandensein von Rüsseln anzunehmen. Er geht davon aus, daß bei Equus caballus die — sehr seichte — präorbitale Grube des Maxillare dem Oberlippenheber (M. levator lab. sup. propr.) als Ursprung dient. Da die Grube bei jenen Gattungen ungemein vertieft, außerdem verdoppelt ist, sollen entsprechend kräftigere Muskeln davon ausgegangen sein, womit der Gedanke naheläge, die Muskeln hätten einen Rüssel bewegt, in den sich die Nase des Tieres verlängerte. Hiergegen wäre zunächst das Bedenken zu erheben, dem sich STUDER (S. 199) selber nicht entzogen hat, daß ähnliche Gruben bei sehr vielen Wiederkäuern vorkommen, wo sie aber eine Hautdrüse einschließen. Er möchte aber die Homologie mit der Equidengrube deshalb ausschließen, weil in allen Fällen letzterer Art das Foramen infraorbitale (STUDER lapsu cal. „inframaxillare") weit von der Grube entfernt liege und diese selbst weiter oben am inneren Augenwinkel. Ich muß gestehen,

16) 1907, Guide to the specimens of the Horse family. Brit. Mus. London, p. 7.

17) 1910/11, Verh. D. Zool. Ges. 20 u. 21. Jahresvers., S. 192—200.

daß mir dieser Gegensatz nicht recht klar geworden ist, weil meines Erachtens weder die Lage des Lochs zu der Funktion der Grube Beziehungen hat, noch daß die Grube bei Cephalophus, Bubalis, Gazella, Cervulus, Pudua usw. weiter oben am inneren Augenwinkel liegt; sie liegt vielmehr tiefer, woraus ich jedoch ebenfalls keine Bedeutung der bewegten Art abzuleiten vermag. Daß die beregten Schädelgruben der Anheftung besonders kräftiger Bewegungsmuskeln der Schnauzengegend gedient hätten, dafür liefert der Schädelbau rezenter Arten eigentlich gar keinen Anhalt. Die Suiden, deren Rüssel anatomisch und funktionell etwas ganz anderes ist, möchten überhaupt außer Betracht bleiben. Bei dem am ehesten vergleichbaren Equus ist die Grube nur eine Andeutung dessen, was die beiden fossilen Gattungen aufweisen, außerdem dort einfach, hier verdoppelt. Camelus, dessen Schnauze der des Pferdes in Größe, Form und Beweglichkeit nahekommt, hat gar keine Präorbitalgrube, ebensowenig Alce, das Elen, trotz des kräftig entwickelten Muskelapparates [18]). Daß aber die wirklichen Rüsselbesitzer, wie Tapirus*), Elephas, Saiga usw. keinerlei vertiefte Insertionsflächen für ihre Muskeln haben, entzieht der Studerschen Deutung und Rekonstruktion eigentlich den Boden.

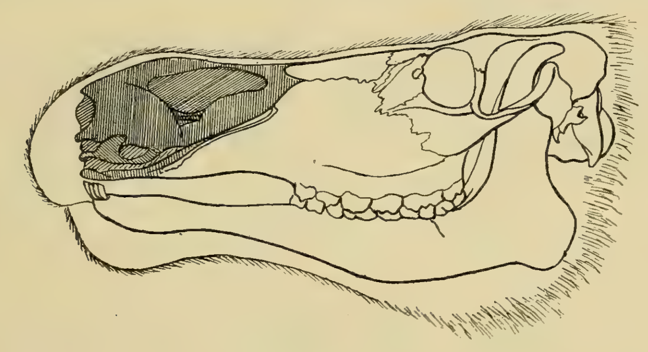
Auch der Bau des Nasenrahmens von Hipparion proboscideum Stud. scheint mir nicht für das Vorkommen eines Rüssels zu sprechen, dafür ist die Apertura pyriformis zu klein. Studer findet den knöchernen Naseneingang ungemein verlängert, weil die Intermaxillaria stark verlängert sind und der Schlitz zwischen Nasenbein und Kiefer sehr weit nach hinten reicht — freilich weniger weit als bei Onohippidium. Aber die Länge der Apertur berechnet sich nicht danach, sondern nach dem Abstande der distalen Enden jener beiden Knochen voneinander, und darüber läßt sich bei H. proboscideum nichts aussagen, weil die Nasenbeine des Fossils nur in ihrem Anfangsteile erhalten sind. Wie sie sich bei den übrigen Arten von Hipparion verhalten, kann ich aus Mangel an Abbildungen nicht ermitteln, aber alle anderen tertiären Equinen haben lange, ja gelegentlich extrem lange Nasenbeine und dementsprechend kurze Nasenöffnungen.

---

18) Jacobi, 1919, in: Anat. Anz. Bd. LII, S. 41—46.

*) Es sei besonders darauf hingewiesen, daß die eigentümliche rinnenförmige Grube des Tapirschädels zwischen Orbita und Nasale nicht dem Ansatze von Rüsselmuskeln, sondern zur Aufnahme des proximalen Ausläufers des seitlichen Nasenknorpels dient (vgl. auch Turner, 1850, in: Proc. Zool. Soc., Vol. XVIII, p. 104).

Um bei Fossilresten aus dem Schädelbau die Nasenbildung zu erschließen, muß man sich eben möglichst an die lebenden Vorbilder halten, wie das CUVIER erfolgreich gelehrt hat. Dieser vergleichende Anatom wies aber von Anfang an darauf hin, daß die Ausbildung eines Rüssels mit der Verkürzung der Nasenbeine Hand in Hand geht[19]). In der Tat zeigen alle Säuger, die einen rein muskulösen, nicht von Knorpel gestützten Rüssel haben, sehr verkürzte Nasalia, indem deren distales Ende nur in beschränktem Maße über die Stirnfortsätze der Maxillaria vorragt. Diese Gesetzmäßigkeit stellen auch GÜNTHER[20]), LÖNNBERG[21]) und LECHE[22]) fest. Die Verkürzung der Nasalia führt natürlich auch zur Verlängerung der Apertura pyriformis und zur stärkeren Neigung ihres Knochenrahmens gegen die Längsachse des Schädels. Hand



Textfig. 8.

in Hand geht damit oft eine Streckung der Intermaxillaria oder der Spina nasalis ant. der Maxillaria. Es ist aber sehr zu beachten, daß alle diese anscheinend bei der Rüsselbildung beteiligten Größen- und Lageverhältnisse der Gesichtsknochen ganz außerordentlich stark beim Elch (Alce BLB.) vertreten sind, also sowohl die Verkürzung der Nasenbeine, wie die Verlängerung der Kieferknochen und damit die der Nasenöffnung, ohne daß die Gestalt der Weichteile das darstellte, was man nach BOAS' Ausführungen einen wirklichen Rüssel nennen darf (Textfig. 8). Er wird vielmehr ersetzt durch die mächtige Entwicklung des knorpeligen Nasenrohrs ohne Vorschiebung der äußeren

19) 1804, Ann. Mus. d'Hist. Nat., Tome III, p. 126 (Tapir); 1835, p. 49.

20) 1880, in: Proc. Zool. Soc., p. 20.

21) 1900, in: Proc. Zool. Soc., p. 715.

22) 1904, p. 35.

Nasenlöcher. Hieran bietet die Speke-Gazelle (Gazella spekei BLYTH) einen gewissen Anklang. Sie hat auf dem Nasenrücken eine kissenartige Schwiele, die in Querwurzeln gelegt ist und vom Tiere durch Aufblähen der Nasengänge aufgetrieben werden kann. Beide Geschlechter sind damit versehen. Auch hier sind nach SCLATER und THOMAS[23]) die Nasenbeine kurz und breit und kaum oder gar nicht in Berührung mit den Zwischenkiefern. Diese Tatsachen, welche die oben aufgestellte Bildungsregel durchbrechen, mahnen noch mehr zur Vorsicht bei Versuchen zur Wiederherstellung von Weichteilen bei Fossilien, als die Mißgriffe in den schon erwähnten und einem hernach zu behandelnden Falle.

Einen weiteren Zusammenhang der beregten Art glaubt LECHE[24]) von dem Bau der Nase bei der Chiruantilope (Pantholops hodgsonii ABEL) ableiten zu können, die zwar keinen Rüssel, aber eine seitlich vor den Nüstern dick aufgetriebene Muffel hat*). Er sagt: „Bei Pantholops ist das bei Gazella gut ausgebildete und freie Nasoturbinale zu einem einfachen Knochenblatt verkümmert, welches an der Sutur zwischen Nasale und Maxillare mit diesen Knochen verwächst. Bemerkenswerterweise ist das Nasoturbinale bei Saiga nicht reduziert. Der übrige Teil des Ethmoideum bei Pantholops ist, verglichen mit dem Verhalten bei Gazella, ebenfalls reduziert, während wie bei Saiga das Maxilloturbinale viel stärker ausgebildet ist als bei Gazella. Sonst haben die Nasensäcke keine Wirkung auf den Schädel ausgeübt". Indem LECHE noch darauf hinweist, daß bei Camelus dromedarius das Maxilloturbinale ebenfalls vergrößert ist, zieht er den Zusammenhang dieser Bildung mit der Atmung in verdünnter Luft, in der diese Huftiere leben, in den Bereich der Möglichkeit. Freilich bietet auch Alce ganz ähnliche Größenverhältnisse des ersten und zweiten Ektoturbinale wie Pantholops, ohne das sich die letztere physiologische Verknüpfung geltend machen ließe.

Wenn auch der Schädelbau des Elchs beweist, daß die Größe der Nasenöffnung nicht immer vom Vorhandensein eines wirklichen Rüssels abhängt, so wäre es doch völlig verkehrt, daraus

23) 1897/98, The Book of Antilopes, Vol. III, p. 126.

24) 1904, p. 35.

*) Es gibt noch keine Abbildung dieser sonderbaren Kopfgestalt; auch das Photogramm bei LECHE ist gar zu klein und undeutlich.

den umgekehrten Schluß zu ziehen, daß dieses Weichgebilde in gar keinem formenden Zusammenhang mit den stützenden Hartteilen stünde. Dafür geben die Vorkommnisse von der hier betrachteten Art in keinem Falle Berechtigung. Infolgedessen kann z. B. die Rekonstruktion des Kopfes von Moeritherium, dem ANDREWS eine Art Mitteldiing zwischen Tapir- und Elefantenrüssel gegeben hat, nicht für richtig erklärt werden[25]). Mir ist ganz unbegreiflich, wie ANDREWS[26]) von Moeritherium lyonsi ANDR. aussagen kann: „Die Nasalia waren klein und die Nasenöffnung sehr groß; die Form dieser Öffnung, im Verein mit den Gruben auf der Oberfläche der großen Intermaxillaria, weisen auf das Vorhandensein einer Art kurzen Rüssels hin". Vielmehr zeigen die von ihm gebotenen Bilder des Schädels in der Ober- und Seitenansicht, daß die Nasenöffnung so klein ist wie bei nur wenigen Huftieren, da sie proximal nur wenig hinter den Eckzahn zurückreicht infolge ansehnlicher Länge der Nasenbeine und ausgedehnter Berührung mit den Zwischenkiefern. Nach Analogie mit den lebenden Säugetieren aller Ordnungen, insbesondere mit den Ungulaten, kann also Moeritherium nur ein Proboscideum ohne Proboscis genannt werden.

Zum Schluß möge betrachtet werden, wie sich die Rüsselgebilde selber nach ihrem Baue einteilen lassen und wie sie sich systematisch auf die Säugetiere verteilen. Nach den von BOAS gegebenen Anhaltspunkten sondern sich zunächst diejenigen Schnauzenverlängerungen ab, bei denen sich die Nasenknorpel bis in die Spitze hinein fortsetzen, sei es einheitlich oder in Schaltstücken, mit Verknöcherungen oder ohne sie. Von letzterer Zugabe hängt die Beweglichkeit ab, die sich z. B. beim Maulwurf und Schwein auf die äußerste Spitze beschränkt, beim Nasenbär und Bisamrüßler aber sehr weit geht. Diese Gestaltung kann Knorpelrüssel genannt werden. Auf die Länge der knöchernen Nasenöffnung und die Verkürzung der Nasenbeine hat sie keinen Einfluß. Soviel ich ermitteln konnte, haben die rüsseltragenden Marsupialia und Insectivora, sowie von den Ungulaten die Suidae nur den Knorpelrüssel.

---

25) 1908, Guide to the Elephants, Brit. Mus.; übernommen von ABEL, 1912, Palaeobiologie, fig. 428.

26) 1913, in: Philos. Trans. R. Soc., Vol. CXCVII, p. 113.

Bei dem anderen Typus, der Muskelrüssel heißen mag, ist das knorpelige Stützgerüst der Nase sehr verkürzt, namentlich in den seitlichen Wänden. Die röhrenbildenden Bestandteile schieben sich nach dem Hinterrande der Apertur zusammen; die zur Stütze der Nasenlöcher dienenden Alarknorpel oder Anhangsknorpel verschwinden ganz. Regelmäßig geht damit eine Verlängerung der knöchernen Nasenöffnung einher; sie wird einerseits erzielt durch Verlängerung der beteiligten Kieferknochen (Zwischenkiefer und Nasenfortsatz des Oberkieferbeins), andererseits durch Verkürzung der Nasenbeine, wodurch das Profil der Nasenöffnung einen immer spitzeren Winkel bekommt. Dieser Muskelrüssel ist in jedem Falle sehr beweglich. Die Verkümmerung der eigentlichen Nasenknorpel dürfte darauf zurückzuführen sein, daß die Nichtausbildung sekundärer terminaler Knorpelstäbe den starken Bewegungsmuskeln keine ausreichenden Anheftungspunkte gewährt, so daß die knöcherne Rüsselbasis als einzige Grundlage dienen muß. Da aber weit vorspringende Nasenbeine in ihren dünnen, schmalen und federnden Platten dem Muskelzuge zu schwachen Widerstand leisten, treten sie zurück, während die starken Kieferknochen sich vergrößern. Der Erweiterung des weichen Nasenquerschnitts entspricht die Auseinanderziehung dieser Knochen, wodurch auch den Muskeln breitere Ursprungsstellen verschafft verden.

Bei vergleichender Betrachtung gewinnt man den Eindruck, daß jede Vergrößerung des Nasenlumens oder der Muffel auch eine Vergrößerung im Querschnitte der Apert. pyrif. hervorbringt. Denn bei Budorcas (Textfig. 7) geht die übertriebene „Ramsnase“ gleich mit einer Verkürzung und Abspreizung der Nasenbeine Hand in Hand und Pantholops hat letztere im Vergleiche zu den verwandten Gazellen merklich kürzer. Bei den Kamelen ist die Apertur in die Länge gezogen, beim Pferde durch die etwas an Budorcas gemahnende Aufrichtung der freien Enden der Nasenbeine vergrößert. Mit Rüsselbildung darf, wie ausgeführt wurde, die Verlängerung der Oberlippe nicht zusammengeworfen werden.

In Rücksicht auf Fragen nach der Erwerbung und Vererbung funktioneller Umgestaltungen ist es der Beachtung wert, daß die Besonderheiten im Schädelbau von Rüsselträgern letzterer Form immer ein uneingeschränktes Artmerkmal bilden, d. h. sie sind in ganz dem gleichen Grade ausgebildet, gleichviel ob der Rüssel von Geburt an vorhanden ist oder mit dem Alter größer wird oder endlich nur beim männlichen Geschlecht in Erscheinung tritt.

Mit Muskelrüsseln versehen sind nur Ungulaten und Pinnipedier. Die Primaten (Rhinopithecus nasalis) möchte ich so lange von den echten Rüsselträgern ausnehmen, als bestritten werden muß, daß ihre Nasenverlängerungen aktiv beweglich sind und irgendwelche physiologische oder ethologische Bedeutung haben. Bei Rhinopithecus verdient das Stumpfnäschen schon morphologisch kaum die Bewertung als Rüssel, denn die Nasenlöcher haben anscheinend*) keinen erhöhten Sockel, sondern nur die Nasenspitze (im menschlichen Sinne) ist verlängert. Auch eine Rückbildung der Nasenbeine als Folge verstärkter Muskulatur ist nicht recht nachweisbar. Zwar bildet der erste Beschreiber Milne-Edwards[27]) einen Schädel mit völlig von den Maxillen verdrängten Nasalien ab; jedoch bemerkt er, daß sie in anderen Fällen wenigstens als sehr kleine Plättchen erhalten blieben, aber die Größe scheint nach den Abbildungen[28]) sowohl von roxellanae als auch der übrigen Arten zu schwanken. Was Nasalis belangt, so kann ich mich den Äußerungen Wiedersheims[29]) über dessen Nasenskelett nicht ganz anschließen. Wenn man die Schädelbilder bei Jentink[30]) und Elliot[31]) betrachtet, so sind die Nasenbeine selbst beim alten Männchen kaum verkürzt und am Schädel eines sehr alten Weibchens**), die doch ebenfalls ansehnliche Gesichtszierden haben, finde ich sie eher größer als sie es bei einer ganzen Reihe von Semnopithecus-Arten sind Auch die Apertur ist verhältnismäßig nicht größer als etwa bei S. hosei, femoralis, obscurus aus der Inselheimat des Nasenaffen; sie ist nur scheinbar bei ihm höher, weil der Schädel von Nasalis überhaupt schmal ist. Auch die Verlängerung der Proc. ascendentes der Zwischenkiefer, wenn man nach dem auf S. 209 Gesagten darauf Wert legen will, schwankt sehr.

Somit muß ich wiederholen, daß die Nasenverlängerungen

---

*) Über die vier Arten des Genus ist erst außerordentlich wenig bekannt, die Nasenbildung nur von R. roxellanae und nur unvollkommen beschrieben, während von den übrigen nur über Schädel und Haarkleid Abbildungen und Berichte vorliegen.

27) 1868/74, Rech. Hist. Nat. Mamm. Tab. 37; p. 237.

28) Bei Elliot, D., 1913, A Review of the Primates, Vol. III, Tab. X, XI und „Extra Plate".

29) 1901, p. 581.

30) Tab. 3, 4.

31) Tab. XIII,

**) Mus. Dresden B 3372.

dieser beiden Affengattungen sich nicht ungezwungen mit den Rüsseln anderer Säugetiere parallelisieren lassen.

Die festgestellten morphologischen Erfahrungen gestatten es nur bei wenigen ausgestorbenen Huftieren, Rüssel zu vermuten, denn das Beispiel von Alce macht den Boden in den Fällen unsicher, wo die Anknüpfung an lebende Verwandte fehlt. Bei den Elephantidae darf man nach der Schädelbildung bei allen Gattungen Rüssel mit Sicherheit voraussetzen, bei den Palaeotheriinae, wie gesagt, nur bei einigen Arten. Für den merkwürdigen Wiederkäuer Sivatherium erschließt MURIE[32]) aus der Kleinheit der Nasenbeine und der mangelnden Verbindung mit den Kieferknochen eine Gesichtsbildung wie bei Saiga und läßt in dem rekonstruierten, malerisch-kühnen Bilde Alt und Jung mit entsprechenden Rüsseln auftreten. Endlich könnte noch Macrauchenia in Betracht gezogen werden, wo die Nasenapertur sehr in die Länge gezogen ist, aber doch die knöcherne Schnauzenspitze am meisten an Camelus erinnert; also brauchen nur die Lippen stärker entwickelt gewesen zu sein.

32) 1871, in: Geol. Mag., Vol. VIII, p. 442.

(Abgeschlossen Januar 1919.)

Verzeichnis mehrmals angeführter Schriften.

1908, BOAS, J., Bemaerkninger ved foerelaeggelsen af foerste del af BOAS u. PAULI, „The Elephant's head“ — in: Ofv. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Forhandl., p. 197—211, tab. 1—2.

1835, CUVIER, G., Rech. Oss. foss., 4me éd., Tome V, p. 46—50.

1870, GLITSCH, L., Über den Bau der Nase der Antilope Saiga Pall., in: Nova Acta Ac. Leop., Vol. XXXVI, Nr. 1.

1904, LECHE, W., in: HEDIN, S., Scientif. Res. Journ. Centr. Asia, Vol. VI, Nr. 1.

1870, MURIE, J., On the Saiga Antelope, Saiga tatarica (Pall.), in: Proc. Zool. Soc., p. 451—503.

1901, WIEDERSHEIM, R., Beiträge zur Kenntnis der äußeren Nase von Semnopithecus nasicus. Eine physiognomische Studie, in: Z. Morph. Anthr., Bd. III, S. 300—348, Tab. 21—23, 9 Fig.

1901 a, Ders., Nachträgliche Bemerkungen über den Semnopithecus nasicus und Beiträge zur äußeren Nase des Genus Rhinopithecus, ib., S. 576—582, 2 Fig.

Über die Xantholeukosomen von Rana esculenta.

Von

Prof. Dr. **W. J. Schmidt**, Bonn (Zoolog. Institut).

Mit Tafel 11.

Das grüne Kleid der Frösche wird bekanntlich nicht durch ein Hautpigment von entsprechender Farbe bedingt, sondern kommt dadurch zustande, daß Guaninkristalle, vor einem dunklen (durch schwarze Pigmentzellen geschaffenen) Untergrund gelagert, nach Art eines trüben Mediums Blau erzeugen, das durch Überschichtung mit gelbem Lipochrom als Grün erscheint. Während nun die meisten Untersucher annahmen, Guanin und Lipochrom befänden sich in gesetzmäßiger Anordnung im gleichen Zelleib (in sogenannten „Xantholeukophoren"), konnte ich kürzlich für den Laubfrosch (Hyla arborea) zeigen, daß, dieser Ansicht entgegen, jeder dieser Stoffe einer besonderen Zelle zukommt (W. J. Schmidt, 1918 b und 1919 b), wie bereits früher Ficalbi (1896) ganz richtig geschildert hat, ohne mit seiner Auffassung in der Folgezeit durchzudringen.

Bei einem hellgrünen Laubfrosch bildet das körnige Lipochrom den Inhalt von Zellen, die unmittelbar auf die kollagene Grenzlamelle der Epidermis folgen und die Form bikonvexer Linsen besitzen (Xanthophoren oder Lipophoren). Jedes dieser Elemente ruht in einer becherförmig ausgehöhlten, mit Guaninkristallen vollgepfropften Zelle (Leukophore oder Guanophore). Für diese eigenartige Verbindung je einer Lipophore mit einer Guanophore zu einer Doppelzelle, habe ich die Bezeichnung Xantholeukosom vorgeschlagen. Da die einzelnen Xantholeukosomen in der hellgrünen Haut von Hyla seitlich dicht aneinander stoßen, flachen sie sich hier polyedrisch ab und bieten insgesamt im Flächenbild ein mosaikartiges Aussehen dar. Unter den so beschaffenen Xantholeukosomen be-

finden sich die Melanophoren, welche den zur Erzeugung der blauen Strukturfarbe nötigen dunklen Hintergrund liefern.

Nach diesen Befunden an den grünen Hautstellen vom Laubfrosch war zu erwarten, daß an entsprechend gefärbten Partien des Integuments von Rana esculenta (Wasserfrosch) wesentlich das gleiche Verhalten der farberzeugenden Zellen wiederkehren würde, daß also insbesondere auch hier Guanin und Lipochrom verschiedenen Elementen angehören. In der Tat bestätigte die Untersuchung diese Voraussetzung, zeigte aber zugleich, daß die Form der Lipophoren und Guanophoren nicht unbeträchtlich von der bei Hyla abweicht. Obwohl sich die histologischen Bilder der in Rede stehenden Verhältnisse bei Rana esculenta an schematischer Gleichförmigkeit und daher auch an Übersichtlichkeit nicht mit denen vom Laubfrosch messen können, glaube ich doch, daß ihre Schilderung nicht ohne Wert ist. Denn erstens ist unser Wissen von den Farbzellen der Haut bei Rana esculenta — einem unserer gewöhnlichsten Amphibien und viel gebrauchten Laboratoriumstiere — noch äußerst dürftig, was damit zusammenhängen wird, daß Hyla, mit feiner reagierendem und reicherem Farbenwechsel ausgestattet, für derartige Fragen immer das bevorzugte Material bilden wird. Zweitens aber ist das Grün von Rana esculenta bei genauerer Betrachtung nie so ebenmäßig und gleichartig sammtig wie beim Laubfrosch, eine Verschiedenheit, die mir aus den histologischen Unterschieden in den Farbzellen beider Formen erklärbar scheint.

Daß auch bei Rana esculenta, gleich dem Laubfrosch, Lipochrom und Guanin in zweierlei, zu Doppelzellen, Xantholeukosomen, vereinten Elementen sich vorfinden, erwiesen schon Gefrierschnitte der frischen, nicht fixierten Haut, mit denen ich meine Untersuchung begann. Sehr übersichtlich ließ die Rückenhaut eines Männchens (Taf. 11, Fig. 1) bei solcher Präparation die drei vorhin erwähnten Arten von Farbzellen unterscheiden: zu unterst die Melanophoren (*M*), hier im Ballungszustand befindlich, als tiefdunkle, rundliche, fast kugelige Massen, in ziemlich weiten Abständen voneinander, darüber, also näher der Epidermis, die Xantholeukosomen, welche den unteren guaninhaltigen (*G*) und den oberen lipochromführenden (*L*) Anteil klar getrennt zeigen; sie bilden eine geschlossene Schicht.

Die Guanophoren (*G*, Taf. 11, Fig. 1) der Xantholeukosomen sind von unregelmäßiger Form, bald scheibenartig mit verjüngten Rändern, bald mehr gedrungen. Da ihre Unterseite meist

vorgewölbt, ihre Oberseite oft leicht nach Art eines Bechers oder einer Schale vertieft ist, so bieten sich dem, der die entsprechenden Zellen bei Hyla kennt (s. oben), unverkennbare Anklänge an die dort vorkommenden typischen Guaninbecher dar. Aber im Gegensatz zum Laubfrosch berühren die Guanophoren einander nicht mit ihren seitlichen Teilen, sondern lassen kleine Lücken zwischen sich frei, deren Bedeutung aus Flachschnitten erhellt (s. unten). Einen polygonalen Umriß können daher die Guanophoren von Rana esculenta nicht besitzen; doch hält es schwer, sich allein aus dem Querschnitt der Haut ein richtiges Urteil über ihre Gestalt zu bilden; sie sind nämlich, wie wir später sehen werden, verästelte Elemente. Die Guanophoren sind von Kristallen dicht erfüllt, deren schollenartige Form schon hier bei hoher Einstellung auf die obere Schnittfläche einer Zelle ziemlich deutlich hervortritt. Diese stark lichtbrechenden Gebilde verdecken (an den 20 μ dicken Gefrierschnitten) in der Regel den Zellkern der Guanophoren.

Auf jeder Guanophore ruht eine Lipophore (*L*, Taf. 11, Fig. 1), mit ihr zusammen ein Xantholeukosom bildend. Unregelmäßig eingeschnitten oder zu Fortsätzen ausgezogen, verraten die lipochromführenden Zellen schon am Querschnitt der Haut ihre verästelte Form. Oft überragen sie seitlich etwas die zugehörigen Guanophoren und können so eine zusammenhängende Lage gelben Pigments vortäuschen, da es schwer hält, die zart umgrenzten einzelnen Elemente voneinander zu scheiden. Der Inhalt der Lipophoren besteht aus feinen gelben Körnchen, die den ganzen Zelleib erfüllen und nur den Ort des Kernes als rundliche, helle Stelle frei lassen.

Die geschilderten Befunde an Gefrierschnitten, die schon über manchen wesentlichen Punkt Aufschluß gaben, fanden ihre Bestätigung, Sicherung und Erweiterung an Quer- und Flachschnitten von Stücken der Rückenhaut, die mit Flemmings starkem Gemisch fixiert waren.

Von der Wiedergabe eines Übersichtsbildes von einem solchen Querschnitte möchte ich absehen, da es wesentlich dasselbe bringen müßte wie Taf. 11, Fig. 1. Vielmehr kann ich gleich zur Besprechung der Xantholeukosomen übergehen. Taf. 11, Fig. 2a u. b stellen solche Doppelzellen nach Präparaten dar, die mit Pappenheims Pyronin-Methylgrün gefärbt wurden. Das allgemeine Bild weicht etwas von dem in Fig. 1 dargestellten Gefrierschnitt ab, indem die Guanophoren und Lipophoren und damit auch die

Xantholeukosomen im ganzen stärker abgeflacht sind und somit hier die Linsenform der letzten und die Becherform der ersten kaum mehr zum Ausdruck kommen. In den beiderlei, dicht aneinander geschmiegten Zellen treten nunmehr die Kerne hervor, die wie die Zellen abgeplattet sind; sie liegen in der Mitte eines jeden Zelleibes und daher auch ziemlich genau übereinander im Xantholeukosom.

In den Guanophoren (*G*, Taf. 11, Fig. 2a u. b) erscheinen die Kristalle als Strichlein, die im wesentlichen der Fläche der Haut parallel gehen. Daß es sich hier aber nicht um Stäbchen — wie man einzig nach derartigen Bildern vermuten könnte —, sondern um Plättchen von rundlich eckigem Umriß handelt, erwiesen gelegentlich vorkommende, flach angeschnittene Zellen (Taf. 11, Fig. 2c). Noch überzeugender ist die plättchenartige Gestalt der Kristalle an Flachschnitten der Haut wahrzunehmen.

Das Plasma der Lipophoren (*L*, Taf. 11, Fig. 2a u. b) erscheint an derartigen fixierten Präparaten meist ziemlich homogen, gelegentlich aber deutlich körnig. Vermutlich handelt es sich bei diesem Granula um jene in Alkohol usw. schwerer lösliche Modifikation der Lipochrome, auf die ich schon mehrmals aufmerksam gemacht habe (W. J. Schmidt, 1918a u. 1919a). Doch möchte ich nach den Beobachtungen am Gefrierschnitt schließen, daß nicht alles Lipochrom bei Rana esculenta in dieser Form vorliegt, vielmehr ein Teil in Fett gelöst sein dürfte. Dieses zu osmieren gelang mir allerdings ebensowenig wie der bei schwer in Alkohol löslichen Lipochromen oft sicher zu führende Nachweis ihrer Doppelbrechung. Diese Granula sind also noch weiterer Untersuchung bedürftig. Ich möchte hier nur noch erwähnen, daß Pernitzsch (1913) bei Axolotllarven die Granula der Lipophoren im Paraffinschnitt nachweisen konnte, ein Befund, den ich bestätigen kann; bei anderen Formen ist das aber in der Regel nicht möglich, selbst wenn das Lipochrom ziemlich widerstandsfähig gegen Alkohol, Xylol u. dgl. ist und die Verarbeitung von Hautstücken zu Totalpräparaten gestattet (Salamanderlarven).

Von den Flachschnitten der Rückenhaut erhalten wir zunächst Aufklärung über die Form der beiden Komponenten eines Xantholeukosoms. Zur Untersuchung der Guanophoren bedienen wir uns am besten solcher Präparate, in denen die Kristalle gut erhalten blieben, etwa Schnitte, die mit Methylenblau und Eosin gefärbt wurden. Deutlich tritt nunmehr der verästelte

Charakter dieser Zellen hervor: sie besitzen kurze, lappige Ausläufer, die bei benachbarten Zellen aufeinander stoßen, auch wohl sich etwas überlagern (Taf. 11, Fig. 3). Zwischen den Guanophoren bleiben so kleinere rundliche Lücken frei, in denen bei der genannten Färbung vereinzelte oder gruppenweise beieinander gelegene rötliche Querschnitte von kollagenen Bündeln erscheinen; es sind die Durchschnitte der sogenannten perforierenden Bündel, welche die horizontal geschichteten Bindegewebsmassen der Kutis in senkrechtem Verlauf durchbrechen. Mit ihrer mächtigen und reichlichen Entwicklung hängt wohl die verästelte Form der Guanophoren zusammen; denn beim Laubfrosch umscheiden sie die dicht beieinander gelegenen Guanophoren mehr nach Art dünner Membranen.

Die großen chromatinreichen Kerne der Guanophoren bieten sich in der Aufsicht kreis- oder eiförmig, seltener etwas unregelmäßiger dar; sie besitzen also gemäß der Vereinigung von Quer- und Flachschnittsbild die Gestalt rundlicher, flacher Scheiben. Die Guaninkristalle gleichen, dicht aneinander gedrängt, kleinen Schollen; ihre Menge ist so groß, daß man an derartigen Präparaten vom Plasma der Zellen nichts bemerken kann. Daß aber das Zellplasma in den Guanophoren doch reichlich vorhanden ist, zeigt sich nach Auflösung der Kristalle, wie sie etwa an Eisenhämatoxylinpräparaten in schonendster Weise infolge der Wirkung der Eisensalzbeize eintritt (Taf. 11, Fig. 4). Der Zelleib der Guanophoren erscheint alsdann von großwabiger Beschaffenheit: die Wabenräume waren ehemals von den Guaninkristallen erfüllt. Nach dem Verschwinden der Kristalle sind die Guanophoren weicher konturiert und dadurch den Lipophoren ähnlich (s. unten). Auch an diesen Präparaten machen sich überall zwischen den Guanophoren die Querschnitte der perforierenden Bündel bemerkbar.

Die Lipophoren lassen sich an Flachschnitten der Haut nicht ganz leicht auffinden. Bei ihrer geringen Dicke sind sie meist nur in kleinerem Umfang angeschnitten und bei ihrer zarten Beschaffenheit werden sie im Vergleich zu den durch ihren Guanininhalt im Bild hervorstechenden Guanophoren kaum sichtbar. Daher sind für ihre Untersuchung Präparate geeigneter, in denen die Guaninkristalle gelöst wurden. Durchsucht man an solchen Präparaten das Niveau der Haut, das unmittelbar auf die Epidermis folgt, so begegnet man Zellen, die auf den ersten Blick und bei schwächeren Vergrößerungen als Guanophoren angesprochen

werden könnten (Taf. 11, Fig. 5). Sie gleichen ihnen in der Art ihrer Verzweigung, in der Form und Größe der Kerne. Aber eine Betrachtung bei starken Vergrößerungen lehrt, daß ihr Plasma viel feinwabiger ist als jenes der Guanophoren mit gelösten Kristallen (vgl. Taf. 11, Fig. 4). Das Zellplasma der Lipophoren ist nämlich über und über von feinen, farblosen, granulaähnlichen Gebilden durchsetzt, in betreff deren ich unentschieden lassen muß, ob es sich wirklich um Körnchen handelt, oder ob nicht vielmehr die Hohlräumchen vorliegen, die von jenen ehemals eingenommen wurden.

Wie die Guanophoren sind die Lipophoren bei Rana esculenta im Gegensatz zu Hyla verästelte Elemente. Ihre Ausläufer, die wohl etwas schlanker und länger sind als bei den Guanophoren, treffen aufeinander und erzeugen so das Lückenwerk, das von den Querschnitten der perforierenden Bündel eingenommen wird. Bei der zarten Beschaffenheit der Zelleiber hält es oft schwer, die einzelnen Lipophoren voneinander abzugrenzen, und nicht selten glaubt man, breite Zusammenhänge zwischen benachbarten Zellen erkennen zu können. Doch möchte ich vermuten, daß die Mehrzahl derartiger Anastomosen auf Täuschung beruht. Die Kerne der Lipophoren sind in der Flächenansicht länglich, von beträchtlicher Größe und halten sich im mittleren Teil der Zelle.

Da die Art der Verästelung bei ein- und demselben Xantholeukosom für seine beiden Komponenten durch die perforierenden Bündel der Nachbarschaft in derselben Weise bestimmt oder wenigstens mit beeinflußt sind, so muß die Verzweigung und Ausdehnung der Guanophore und der Lipophore einer solchen Doppelzelle wesentlich der gleiche sein. Das erwiesen in der Tat die verhältnismäßig seltenen Fälle (vgl. W. J. Schmidt, 1918b), in denen ein ganzes Xantholeukosom im Flachschnitt enthalten ist und die beiden Komponenten durch verschiedene Einstellung des Mikroskops nacheinander beobachtet werden können. Die Umrisse zueinander gehöriger Guanophoren und Lipophoren decken sich, wenn auch nicht ganz genau, da die Lücken neben den perforierenden Bündeln so viel Raum lassen, daß den Zellen auch unabhängig voneinander eine gewisse Freiheit für die Ausgestaltung ihrer Ausläufer unbenommen bleibt. An derartigen Flächenansichten der Doppelzellen kann man auch feststellen, daß ihre Kerne ziemlich exakt übereinander liegen, was ja auch nach den Querschnittsbildern zu erwarten war (vgl. Taf. 11, Fig. 2a u. b). Sind die

Kerne länglich, so kreuzen sich manchmal ihre großen Durchmesser, und gerade dadurch gelingt es, mit Sicherheit die in der optischen Achse unmittelbar aufeinander folgenden Kerne getrennt zu unterscheiden.

So kommen denn auch an den grünen Hautstellen von Rana esculenta (wie beim Laubfrosch) Guanin und Lipochrom in zwei verschiedenen, zu einer Doppelzelle vereinten Elementen vor. Allerdings ist die Gestalt der Komponenten und damit der ganzen Xantholeukosomen in beiden Fällen nicht unwesentlich verschieden. Bei Hyla sehen wir eine becherförmige Guanophore mit einer Lipophore von der Form einer bikonvexen Linse zum Xantholeukosom verbunden und die einzelnen Doppelzellen so dicht aneinander gefügt, daß sie, von der Fläche betrachtet, als Mosaik erscheinen. Bei Rana sind die beiden Komponenten mehr scheibenförmig entwickelt, wenn auch noch Anklänge an die Formverhältnisse der Xantholeukosomen bei Hyla wiederkehren können; ferner sind aber auch beim Wasserfrosch Guanophoren und Lipophoren verästelte Elemente.

Vergleicht man die beiderlei Xantholeukosomen miteinander, so wird man wohl ohne Bedenken in denen von Hyla die vollkommenere Form erblicken. Denn an den nicht grünen Körperstellen kommen sowohl bei Rana esculenta wie bei Hyla auch Guanophoren und Lipophoren vor, und zwar als mehr oder minder verästelte Zellen; es fehlt aber an diesen Körperstellen die strenge Verbindung je einer Guanophore mit einer Lipophore zum Xantholeukosom; es fehlt auch der geschlossene schwarze Untergrund der Melanophoren. In dem Maße wie lipochrom- und guaninführende Zellen sich zusammenschließen, tritt ihre Verästelung mehr und mehr zurück, wie sich an den Übergangsstellen von gelben zu grünen Hautpartien beim Laubfrosch leicht feststellen läßt. Beim Laubfrosch geht diese Umformung der beiden Zellarten soweit, daß sie schließlich — in der grünen Rückenhaut — überhaupt keine Ausläufer mehr besitzen, sondern dicht aneinanderschließen. Bei Rana esculenta wird diese Stufe nicht ganz erreicht: kurze Ausläufer der Zellen bleiben auch an den grünen Hautstellen bestehen.

Während also bei Hyla an den grünen Hautstellen die ganze Oberfläche von den farberzeugenden Zellen eingenommen wird, bleiben bei Rana esculenta unendlich viele kleine Lücken — die Durchtrittsstellen für die perforierenden Bündel — darin frei. Dieser Unterschied, der zwar dem unbewaffneten Auge nicht

wahrnehmbar ist, aber schon bei einem Vergleich der beiderlei lebenden Frösche unter dem Binokularmikroskop bemerklich wird, scheint mir die Ursache dafür zu sein, daß das Grün in der Rückenhaut des Wasserfrosches nie jene Gleichmäßigkeit und Schönheit erreicht wie bei Hyla. Dazu kommt noch die pigmentarme und infolgedessen durchsichtigere Epidermis beim letzten und die vollkommenere Ausgestaltung jedes einzelnen Xantholeukosoms für sich.

Durch die Freundlichkeit des Herrn Prof. Dr. V. Franz (Jena) wurde mir ein auf der Rückenseite ausgesprochen blau gefärbter Wasserfrosch zur Untersuchung zugänglich. Solche Tiere sind schon früher (Leydig, 1892) beobachtet und auch von anderen einheimischen Froscharten bekannt geworden (Haller, 1885, 1886, Rana arvalis). Gaupp (1904, S. 521) hat mit Recht vermutet, daß dieser Zustand vom grünen sich nur durch das Verhalten des Lipochroms unterscheiden werde. Nach der eingangs gegebenen Erklärung über die Entstehung der grünen Farbe ist ja ohne weiteres verständlich, daß beim Ausschalten des gelben Farbstoffes einzig die Farbe der Guaninkristalle vor dunklem Untergrund, d. i. blau, erscheinen muß. In der Tat zeigten mir Gefrierschnitte der Haut dieses Tieres, daß zwar Lipophoren vorhanden, aber in ihnen der gelbe Farbstoff sehr schwach entwickelt war; im übrigen verhielten sich die Farbzellen ganz so wie an einer hellgrünen Stelle.

Rana fusca, der braune Grasfrosch, besitzt bekanntlich gewöhnlich eine braunrote Rückenseite. Sieht man von einem roten Lipochrom ab (über das ich in den „Anat. Heften" Bd. LVIII, 1920 genauer berichtet habe), so finden sich auch hier Melanophoren, (gelbe) Lipophoren und Guanophoren. Aber eine grüne Farbe kommt trotz der Anwesenheit der für ihr Entstehen nötigen Zellarten nicht zustande, weil deutlich ausgebildete Xantholeukosomen kaum mehr auftreten; auch sind die Guanophoren noch lockerer gelagert wie beim Wasserfrosch, und schließlich fehlt der geschlossene schwarze Untergrund der Melanophoren, die vielmehr neben den genannten Zellen unmittelbar sich an der Gesamtfärbung beteiligen.

Zitierte Literatur.

Ficalbi, E., 1896: Ricerche sulla struttura della pelle degli anfibi. Pelle degli anuri della famiglia della Hylidae. Atti della R. Accad. Peloritana Anno XI (1896/97), Messina.

GAUPP, E., 1904: A. ECKERS u. R. WIEDERSHEIMS Anatomie des Frosches. 3. Abt. Braunschweig 1904.
HALLER, B., 1885: Über das blaue Hochzeitskleid des Grasfrosches. Zool. Anz., Jahrg. 8, S. 611.
Ders., 1886: Ergänzung zu meinem Aufsatz: Über das blaue Hochzeitskleid des Grasfrosches. Ebenda Jahrg. 9, S. 12.
LEYDIG, F., 1892: Blauer Wasserfrosch; Leuchtflecken der Ellritze. Zool. Garten, Jahrg. 33, S. 1.
PERNITZSCH, F., 1913: Zur Analyse der Rassenmerkmale der Axolotl. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LXXXII, S. 148, Taf. 11—13.
SCHMIDT, W. J., 1918a: Zur Kenntnis der lipochromführenden Zellen in der Haut nach Untersuchungen an Salamandra maculosa. Dermatol. Zeitschr. Bd. XXV, S. 324.
Ders., 1918b: Über Chromatophorenvereinigungen bei Amphibien, insbesondere bei Froschlarven. Anat. Anz., Bd. LI, S. 493.
Ders., 1919a: Über die Methoden zur mikroskopischen Untersuchung der Farbzellen und Pigmente in der Haut der Wirbeltiere. Zeitschr. f. wiss. Mikr., Bd. XXXV, S. 1, Taf. 1—3.
Ders., 1919b: Über die sogenannte Xantholeukophoren beim Laubfrosch. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XCIII, S. 93, Taf. 4.

Tafelerklärung.

Tafel 11.

Alle Abbildungen beziehen sich auf die Xantholeukosomen von Rana esculenta und sind unter Benutzung des ABBEschen Zeichenapparates hergestellt. Die Vergrößerung ist im allgemeinen 1000fach (ZEISS' Apochromat 2 mm N. A. 1,30 und Komp.-Okular 8; Entfernung der Zeichenfläche von der Austrittspupille des Mikroskops = 250 mm), in Fig. 1 aber 500fach (Optik wie vorhin nur Komp.-Okular 4).

Fig. 1. Gefrierschnitt durch die frische Rückenhaut eines männlichen Tieres. Unter der grau angelegten Epidermis (*E*) liegen zunächst die Lipophoren (*L*) mit gelbem Farbstoff; jede derselben ruht einer Guanophore (*G*) auf, mit ihr ein Xantholeukosom bildend; darunter die Melanophoren (*M*) geballt.

Fig. 2. Aus einem mit FLEMMINGS Gemisch fixierten und mit PAPPENHEIMS Methylgrün-Pyronin gefärbten Querschnitt der Rückenhaut. *a* u. *b* Xantholeukosom im Durchschnitt; Kern der Guanophore (*G*) und der Lipophore (*L*), in den Guanophoren die Kristalle, in der Lipophore (*a*) die Granula sichtbar. *c* Seitlicher Anschnitt einer Guanophore: locker gelagerte, schollenartige Guaninkristalle, Kern matt durchschimmernd.

Fig. 3. Gruppe von Guanophoren nach einem mit FLEMMINGS Gemisch fixierten, mit polychromem Methylenblau und Eosin gefärbten Flachschnitt der Rückenhaut. Die verästelten Zellen,

in denen Kern und Guaninkristalle wohl kenntlich sind, lassen Lücken zwischen sich frei, in denen die Querschnitte der perforierenden Bündel erscheinen.

Fig. 4. Das gleiche Objekt wie Fig. 3 aber mit Heidenhains Eisenhämatoxylin und Eosin gefärbt. Durch die Eisensalzbeize sind die Guaninkristalle gelöst worden, und daher hat das Plasma grobschaumige Beschaffenheit angenommen.

Fig. 5. Gruppe von Lipophoren nach einem mit Flemmings Gemisch fixierten und mit Heidenhains Eisenhämatoxylin und Eosin gefärbten Flachschnitt der Rückenhaut. Plasma der verästelten Zellen feinschaumig; in den Lücken zwischen ihnen perforierende Bündel.

Die Pollensammelapparate der bauchsammelnden Bienen (Gastrilegidae).

Von

Reinhold Meyer (Bromberg).

(Mit Tafel 12—14 und 17 Figuren im Text.)

Einleitung.

Als im Jahre 1913 die Arbeit Braues über „Die Pollensammelapparate der beinsammelnden Bienen“ erschien, der diese auf die phylogenetische Entwicklung ihrer Sammelapparate hin untersuchte, lag der Gedanke nahe, auch die andere große Abteilung „die Bauchsammler“ daraufhin zu untersuchen. Zeigte doch eine Durchsicht der Literatur, daß gerade diese Abteilung der Bienen überall recht stiefmütterlich behandelt worden war. Während die früheren Forscher noch auf die Beinsammler näher eingingen und ihnen gerecht zu werden suchten, wurden die Bauchsammler mit wenigen Worten abgetan. So finden wir in den Werken von Réaumur, Linné, Scopoli, de Geer, Fabricius nichts über die Pollensammelapparate. Auch Sprengel in seinem grundlegenden Werke „Das entdeckte Geheimnis der Natur“, in dem er die Grundzüge der Blumentheorie klarlegte, geht auch nicht weiter auf den Bau der Bienen ein, da er wohl ein vorzüglicher Pflanzenkenner, aber kein Insektenkenner war. Erst Latreille teilt die solitären Bienen auf Grund des Pollensammelapparates in zwei große Unterabteilungen:

Dasygastres (Bauchsammler, Gastrilegidae),
Scopulipèdes (Beinsammler, Podilegidae).

Ihm schließen sich die folgenden Forscher Lepeletier de St. Fargeau, Westwood und Smith an.

Grundlegend für die Systematik wurde der Bau des Pollensammelapparates durch die Arbeiten von Schenk, dem sich die neuen Systematiker Schmiedeknecht, Friese und Alfken an-

schlossen. Sie alle gehen aber nur insoweit auf den Bau der Pollensammelapparate ein, als es für die Systematik erforderlich ist, ohne sich auf nähere Untersuchungen einzulassen.

1873 war die Arbeit Hermann Müllers über „Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitige Anpassung beider" erschienen. Er beschäftigte sich als erster des näheren mit dem Bau der Pollensammelapparate der Bienen. Aber auch ihm liefen dabei Irrtümer unter, indem er auf Grund ungenauer Untersuchungen der Sammelapparate zu dem Schluß kam, daß der Bauchsammelapparat der Bienen bei den verschiedenen Gattungen in gleicher Weise ausgebildet sei, gegenüber dem Sammelapparat der Beinsammler, bei denen eine stufenweise Vervollkommnung sich erkennen lasse, ferner, daß die Haare innerhalb der Bauchbürste einfache glatte Borsten seien ohne Spur federartiger Verzierung. Von ihm übernehmen diese Unrichtigkeiten Knuth in sein großes „Handbuch der Blütenbiologie" und Kirchner in „Blumen und Insekten". Eine vergleichend morphologische Bearbeitung der Bauchsammelapparate liegt also von keiner Seite vor und soll in folgendem versucht werden.

Bei der geringen Zahl von Gattungen war eine Anordnung des Stoffes gegeben durch das Fortschreiten von schwach zu stark behaarten Formen. Zu diesem Zwecke wurde erstens die Unterseite des Abdomens der Weibchen und die der Männchen vergleichend untersucht, um gegenüber den nicht sammelnden Männchen festzustellen, wie weit die Behaarung der Unterseite als allgemeine Körperbehaarung anzusprechen und was als spezifische Einrichtung der Weibchen aufzufassen ist. Untersucht wurden ferner die Hinterbeine der Männchen und Weibchen; da diese beim Weibchen dazu benutzt werden, den Pollen vom Körper abzustreifen und auf die Bauchbürste zu bringen, war es erforderlich, festzustellen, wie weit auch hier beim Weibchen eine besondere Umbildung gegen über dem Männchen stattgefunden hat.

Schließlich wurde auch die Form und Struktur der Haare aus der Bauchsammelbürste mit herangezogen im Vergleich zu der übrigen Körperbehaarung und der Behaarung von Halictusformen, um hier Schlüsse auf nähere oder weitere Verwandtschaft mit Beinsammlern zu ziehen.

Das untersuchte Material stammt zum größten Teil aus meiner Sammlung, zum Teil fing ich frisches Material im Frühjahr und Sommer 1914, das, in 60 %igem Alkohol aufbewahrt, sich zur Verarbeitung günstiger erwies, als das trockene. Trotz vor-

sichtigen Aufweichens ließen sich bei diesem Beschädigungen doch nicht ganz vermeiden.

Um das Chitin aufzuhellen, wurde die Methode nach Paul Mayer angewandt. In ein Reagenzglas mit Wasser wurden Kristalle von chlorsaurem Kali gebracht und Salzsäure hinzugesetzt, die zu bleichenden Stücke hineingebracht und das Glas gut verschlossen. Teilweise ging das Bleichen sehr schnell vonstatten; bei sehr starker Pigmentierung dauerte es mehrere Tage. Sobald die Stücke genügend gebleicht waren, wurden sie gründlich mit destilliertem Wasser ausgewaschen, durch die steigende Alkoholreihe geführt, in Xylol aufgehellt und in Kanadabalsam eingebettet. Um eine naturgetreue Form der Bauchbürste und natürliche Lage der Haare zu erzielen, wurden zwischen Objektträger und Deckglas entsprechende Stützen gelegt. Bei Bauchbürsten und Beinen, die längere Zeit der Chlorlösung ausgesetzt waren, litt die Struktur der Haare etwas.

Die Haarpräparate wurden aus trockenem Material hergestellt. Die trockenen Haare wurden in einen Tropfen Glyzerin gebracht, der mittels Deckglaskitt luftdicht abgeschlossen wurde.

Das Abdomen (Hinterleib) besteht bei den Bauchsammlern aus sechs bis sieben Segmenten. Beim Weibchen sind sechs vorhanden; vom 2. Segment an ist eine Bauchbürste ausgebildet, während das 1. nur kurz und spärlich behaart ist und keinen eigentlichen Sammelapparat besitzt. Beim Männchen finden sich sechs bis sieben Segmente; die Bauchseite besteht nur aus fünf oder sechs Abschnitten, die auch noch infolge der Einkrümmung schwer zu unterscheiden sind. Das Abdomen zeigt unter allen Bienen die stärkste zylindrische Form (Eriades, Osmia, Megachile-Arten) oder ist halbkugelig (Anthidium, Trachusa), seltener deprimiert, wie bei Lithurgus und einigen Megachile-Arten.

Die Beine sind verhältnismäßig kurz und kräftig gebaut, jedenfalls kürzer und dicker wie bei den Beinsammlern. Coxa, Trochanter und Femur sind nur spärlich behaart, auch die Tibia ist meist ohne dichtere Beborstung, nur der Metatarsus am Hinterbein zeigt besonders beim Weibchen starke Abplattung und borstige Behaarung.

Die Gastrilegidae oder Megachilinae Schenk umfassen die acht Gattungen:

Eriades Spin.
Osmia Panz.
Lithurgus Berthold

Megachile Latr.
Trachusa Jur.
Thaumatosoma Sm.
Anthidium F.
Serapista Cock.

Von diesen kommen Thaumatosoma aus Australien und Indien und Serapista aus Südafrika aus Mangel an Material für die Untersuchung nicht in Betracht. Thaumatosoma, bisher nur im Männchen bekannt, gehört in die Nähe von Megachile, Serapista in die Nähe von Anthidium.

I. Beschreibende Darstellung der Pollensammelapparate.

1. Gattung Eriades Spin.

Als einfachste Formen unter den Bauchsammlern kann man die Arten der Gattung Eriades ansprechen. Bei ihnen findet man die am schwächsten entwickelte Bauchbürste, Sammelbürstenhaare in ihrer Ursprungsform, eine fast völlige Gleichheit in Form und Behaarung der Hinterbeine beim Männchen und Weibchen, die nur bei den höher stehenden Eriadesformen einen Anfang zur Weiterbildung zeigen.

Zur Untersuchung kamen die vier Arten:

E. campanularum Kirby,
E. florisomnis L.,
E. nigricornis Nyl.,
E. truncorum L.

als Hauptvertreter dieser Gattung.

E. campanularum Kirby
(Taf. 12, Fig. 1.)

Campanularum hat von allen Bauchsammlern die am schwächsten behaarte Bauchbürste. Das 1. Segment hat nur zerstreute, nicht zum Sammeln bestimmte Haare, ebenso ist das 6. Segment infolge seiner kurzen Behaarung kaum zum Sammeln geeignet. Es bleiben also die vier mittleren Segmente. Bei diesen ist auf jedem Segment die Behaarung spärlich weitläufig aus langen glatten Haaren gebildet.

Das Haar in der Bauchbürste ist nach dem Ende zu stark fadenförmig verdünnt; der dünne Teil ist sehr lang und endet in

einer knotigen Spitze. Es ist schwach gedreht und ähnelt daher etwas den Haaren der Megachile-Arten, deren Haare jedoch mit Spiralrinne versehen sind.

Die Bauchsegmente des Männchens ähneln sehr den Segmenten der Weibchen. Segment 1 hat dieselbe Form und Behaarung wie beim Weibchen, da es bei diesem ja auch noch keine Umbildung zur Sammelbürste durchgemacht hat, Segment 2—5 haben dasselbe Aussehen wie beim Weibchen, nur ist die Behaarung kürzer, aber ebenso dicht. Lange Haare finden sich nur am Ende von Segment 3 und 4 und spärlich auf 5; sie haben dieselbe Struktur wie die Haare in der Sammelbürste.

Bei Segment 6 kommen außer der gewöhnlichen Behaarung noch am Rande besonders ausgebildete Sinneshaare hinzu, die wohl bei der Begattung eine Rolle mitspielen. Bei all diesen Beschreibungen ist die Ausbildung von Höckern und Zähnen an der Bauchseite nicht mit berücksichtigt, da sie sich überall mehr oder weniger bei den Männchen findet und bei der Ausbildung der Sammelbürste keine Rolle spielt.



Textfig. 1. Eriades campanularum K. ♀. Rechtes Hinterbein. Vergr. 40 : 1.

Die Hinterbeine sind bei Männchen und Weibchen gleich gebildet (Textfig. 1). Coxa, Trochanter, Femur und Tibia weisen eine spärliche, gleichmäßige kurze Behaarung auf. Der Metatarsus zeigt in bezug auf Größe bei Männchen und Weibchen keine Unterschiede. Beim Weibchen sind allein die Borsten auf der Innenseite des Metatarsus dicker und dichter gestellt in gleichmäßigerer Anordnung und deuten schon auf den Anfang einer richtigen Bürste hin, während beim Männchen die Borsten ungleichmäßiger nach allen Seiten stehen.

Eriades florisomnis L.
(Taf. 12, Fig. 2.)

Diese Art zeigt wesentliche Unterschiede gegenüber der vorhergehenden. Das 1. Segment ist noch gleich dem der

vorigen Art mit zerstreuten Haaren besetzt, dagegen weist das 6. Segment schon dichtere Behaarung auf, so daß es auch zum Sammeln mit verwandt werden kann. Segment 2—5 sind bedeutend dichter behaart, vor allem nimmt die Platte, auf der die Bauchbürstenhaare stehen, einen weit größeren Raum des Segmentes ein. Auf dieser Platte haben die Haare auch eine größere Ausdehnung, so daß die Bauchbürste nicht nur dichter, sondern auch innerhalb der Segmente geschlossener erscheint.

Die Haare (Haarformen Nr. 1) innerhalb der Bauchbürste sind ganz anders gestaltet wie bei der vorhergehenden Art. Hier sind es lange feine, allseitig befiederte Haare, wie man sie sonst nur bei Sphecodes findet (Braue).

Beim Männchen ist eine große Umwandlung vor sich gegangen im Vergleich zu dem Männchen von campanularum. Nur noch das 1. bis 3. Segment zeigen Übereinstimmung mit den entsprechenden Segmenten des Weibchens. Aber auch schon am 3. Segment zeigen sich zwei Stellen mit Schuppenhaaren. Das 4. bis 6. Segment sind vollkommen umgebildet. Dagegen findet man am Ende des 2. bis 4. Segmentes dieselben gefiederten Haare wie in der Bauchbürste.

Eriades nigricornis Nyl.
(Taf. 12, Fig. 3).

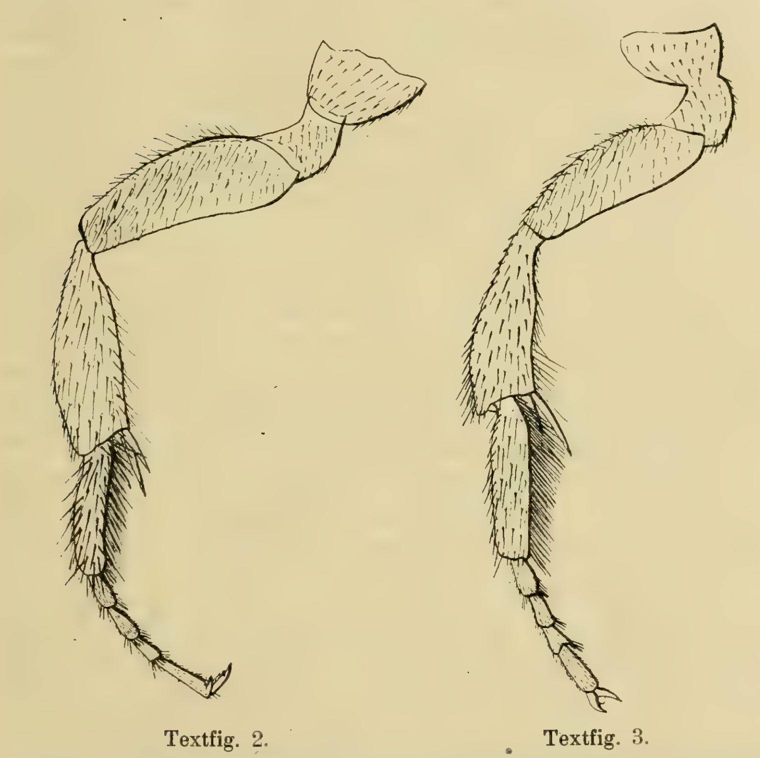
Zwischen campanularum und dieser Art besteht eine nahe Verwandtschaft. Bei nigricornis stehen die Haare in der Bauchbürste dichter als bei jener, aber nicht so dicht wie bei florisomnis. Dafür nehmen die Haare auf den einzelnen Segmenten einen größeren Raum ein. Vor allem sind sie nach dem Vorderrand zu weiter ausgedehnt und hier auch länger und dichter als bei den vorhergehenden Arten.

Die Haare in der Bauchbürste sind dieselben wie bei campanularum (Haarformen Nr. 3).

Beim Männchen sind Segment 1—4 wie beim Weibchen gebildet, nur fehlt die dichte Behaarung. Diese besteht allein als Wimperrand in den Ecken des 4. Segmentes und hat dieselbe Struktur wie die Haare der Bauchbürste. Außerdem weisen Segment 3 und 4 je zwei Stellen mit Sinneshaaren auf; Segment 5 und 6 sind ganz umgewandelt.

An den Hinterbeinen (Textfig. 2 u. 3) ist schon eine deutliche Veränderung zugunsten des Weibchens wahrnehmbar. Während bei campanularum (Textfig. 2 und 3) die Hinterbeine bei Männchen

und Weibchen noch beinahe gleich sind, zeigt sich hier, daß der Metatarsus des Weibchens breiter und länger geworden ist und sich als wirksames Werkzeug herausbildet, um den Blütenstaub, der sich an den Körperhaaren festgesetzt hat, abzufegen und der Bauchbürste zuzuführen. Coxa, Trochanter, Femur und Tibia



Textfig. 2. Textfig. 3.

Textfig. 2. Eriades nigricornis Nyl. ♂. Rechtes Hinterbein. Vergr. 19 : 1.
Textfig. 3. Eriades nigricornis Nyl. ♀. Rechtes Hinterbein. Vergr. 18 : 1.

sind sonst bei Männchen und Weibchen gleichgebildet; allein die Behaarung ist beim Männchen auf Femur, Tibia und Metatarsus auf der Außenseite dichter und struppiger als beim Weibchen, während bei diesem die Haare gleichmäßiger angeordnet sind.

Eriades truncorum L.
(Taf. 12, Fig. 4.)

Diese Art unterscheidet sich wesentlich von den drei vorhergehenden im ganzen Körperbau. Während bei jenen drei Kiefertaster vorhanden sind, finden sich hier vier. Der Hinterleib hat beim Männchen und Weibchen sechs Segmente, während bei den

vorhergehenden Arten sieben Segmente beim Männchen vorhanden sind. Die vordere Fläche des ersten Hinterleibsringes ist immer konkav und vom Rückenteil durch eine deutliche Leiste geschieden.

Die Bauchbürste (Taf. 12, Fig. 4) ist dichter als bei den vorhergehenden Arten. Auch das 1. Segment weist schon längere Haare auf. Am 2. bis 5. Segment ist die ganze Platte bis zum Vorderrand mit Haaren besetzt wie bei der vorhergehenden Art. Das 6. Segment ist auch dicht, wenn auch nicht so lang behaart wie bei nigricornis.

Die Haare der Bauchbürste (Haarform Nr. 2) zeigen eine ganz andere Form. Sie sind lang gedreht wie bei nigricornis, jedoch nicht so zugespitzt wie bei dieser und nicht so fadenförmig, sondern wenig verdünnt und am Ende knopfartig verdickt. Von der Mitte bis zum Ende zeigen sie allseitig kleine Ausbuchtungen wie Knoten, so daß man das Haar knotig nennen könnte. Diese Knoten sind der letzte Rest von Seitenästen, wie man sie allseitig bei den Bauchbürstenhaaren von florisomnis findet. Ein Beweis dafür sind die Haare am Ende des 1. bis 3. Bauchsegmentes bei den Männchen von truncorum. Hier hat sich noch die ursprüngliche Form des allseitig gefiederten Haares erhalten, während bei den Weibchen eine Rückbildung sich zeigt, die man als Vervollkommnung ansprechen muß.

Beim Männchen haben nur noch die beiden ersten Segmente die ursprüngliche Form. Die letzten vier Segmente sind vollkommen umgebildet und mit der besonderen den Männchen eigentümlichen Behaarung versehen.

Wie bei nigricornis zeigen auch hier die Hinterbeine der Weibchen einen verlängerten und verbreiterten Metatarsus, während Coxa, Trochanter, Femur und Tibia die gleiche dünne Behaarung bei Männchen und Weibchen aufweisen.

Bei einem Vergleich früherer Arbeiten über Eriades zeigt sich, daß die Autoren die Verschiedenheit der Arten wohl erkannt aber nicht richtig zu bewerten gewußt haben. Vielfach trat eine Vermischung mit Osmia-Arten, ja auch mit Megachile, Trachusa, Anthidium ein. Latreille erkannte richtig schon 1809 (Gen. Crust. et Jus. IV, S. 161) die besondere Stellung von florisomnis und stellte deshalb dafür die Gattung Chelostoma auf, während er noch truncorum und campanularum unter einer Gattung Heriades zusammenfaßte. Die Meinungsverschiedenheit über die nähere oder weitere Verwandtschaft der Arten bieb auch weiterhin bestehen und zeitigte immer neue Resultate. Lepeletier,

Zetterstedt, Nylander, Eversmann, Curtis, Blanchard, Smith, Schenk, sie alle nahmen neue Einteilungen vor oder faßten alle Arten in einer Gattung zusammen. Während Schenk noch 1853 truncorum, campanularum und Osmia leucomelaena unter Heriades zusammenfaßte, änderte er 1859 seine Ansicht dahin ab, daß er truncorum absonderte und dafür die neue Gattung Trypetes aufstellte, Chelostoma für florisomnis und Eriades für campanularum und nigricornis beibehielt. Damit hatte er das wesentliche herausgefunden, daß campanularum und nigricornis einerseits zusammenzufassen sind, florisomnis und truncorum aber jede für sich isoliert dastehen. Ob nun tatsächlich dafür neue Gattungen aufzustellen sind, bleibt dahingestellt. Immerhin entfernt sich wenigstens truncorum ziemlich weit von den anderen Arten.

Nach den vorangegangenen Untersuchungen stellt campanularum (Taf. 12, Fig. 1) die einfachste Form dar. Ihr schließt sich eng nigricornis (Taf. 12, Fig. 3) an. Diese hat stärker entwickelte Bauchbürsten, beim Weibchen ist der Metatarsus als Hilfsmitel für die Bauchbürste weiter ausgebildet; dagegen sind die Haare in der Bauchbürste noch bei beiden Arten von gleicher Form, ebenso die Haare an den Segmenträndern am Bauche der Männchen.

Während bei campanularum ♂ die Bauchseite der des Weibchens noch sehr gleicht, ist bei nigricornis die Umwandlung zu sekundären Geschlechtswerkzeugen weiter fortgeschritten.

Florisomnis (Taf. 12, Fig. 2) dagegen nimmt eine Sonderstellung ein. Wohl hat sie schon eine stärker ausgebildete Bauchbürste, aber noch in dieser die alte Form verzweigter Haare, die man als Grundform für die Körperbehaarung der Apiden überhaupt ansehen muß. Auch das Männchen zeigt schon starke Umwandlungen gegenüber Formen wie campanularum ♂, den Ursprungsformen, und beweist, daß die Entwicklung der florisomnis schon eine gewisse Höhe erreicht hat.

Dagegen ist die Haarform (Haarformen Nr. 1) von den Grundformen noch beibehalten, vielleicht weil sie eine Anpassung an die Pflanzen darstellt, die von ihr besucht werden, nämlich hauptsächlich Ranunculus-Arten. Da bei diesen der Pollen leicht zu erreichen und abzustreifen ist, war wohl eine weitere Ausbildung der Bauchbürstenhaare nicht erforderlich.

Als letzte Art schließlich zeigt truncorum (Taf. 12, Fig. 4); daß die Ausbildung bei Männchen und Weibchen noch weiter fortgeschritten ist. Hier ist fast die ganze Bauchseite des Männchens schon umgewandelt. Wie schon beschrieben, stehen auch die Haare der Sammelbürste (Haarformen Nr. 2) schon auf einem Stadium zwischen gefiederten und glatten Haaren und bilden einen Übergang zwischen diesen. Dagegen haben sich die gefiederten Haare noch auf der Unterseite bei den Männchen erhalten und zeigen uns so deutlich den Ursprung der glatten Sammelhaare. Im übrigen ist die Bauchbürste im ganzen dichter behaart und nähert sich schon darin den Osmia-Arten. Auch im ganzen Körperbau zeigen sich wesentliche Unterschiede, wie schon hervorgehoben, so daß eine Trennung von den anderen Eriades-Arten geboten erscheint.

Zum Schlusse möchte ich noch auf die Arbeit SCHLETTERERS hinweisen, in der er in dem Abschnitt über die geographische Verbreitung der Chelostoma-Arten (campanularum, nigricornis, florisomnis) wesentliche Hinweise über Artenbildung innerhalb dieser Gattung gibt. Er zeigt hier, daß die Chelostoma-Arten auch noch gegenwärtig in einer Ausbreitung nach Norden begriffen sind, nachdem sie infolge der Eiszeit auf die Mittelmeerländer zurückgedrängt waren. Zwar sind die meisten Chelostoma-Arten selten, doch ist bei dieser Gattung eine lebhafte Differenzierung in verschiedene Formen, eine sichtliche Teilung in neue Arten nachzuweisen. Als Beweis hierfür gilt die Art Ch. florisomne (E. florisomnis) mit ihrer veränderlichen Kopfschildplatte; diese ist quadratisch bis rechteckig, oft sehr verkürzt quereckig, mitunter gegen das Ende hin verbreitert; ihr Oberrand ist bald gradlinig, bald bogenförmig gewölbt, ausgerandet oder mehr oder weniger zweilappig, ja sogar drei- oder vierlappig, bisweilen bis auf den Grund ausgeschnitten und so vollständig zweiteilig. Diese Art ist auf Grund ihrer Veränderlichkeit unter mehreren Namen als verschiedene Arten beschrieben worden. Ferner führt er als Beispiel noch Ch. proximum an, von der er annimmt, daß sie sich erst in neuerer Zeit von nigricorne abgezweigt hat. Nur so kann man auch verstehen, daß sich Formen, wie florisomnis und truncorum, die mit den anderen eigentlich in keiner direkten Verwandtschaft stehen, in ihrer Ausbildung große Besonderheiten zeigen und zum Teil in mancher Hinsicht rückständig geblieben sind, erhalten haben und erst wieder in neuerer Zeit das Bestreben zeigen, neue Formenkreise zu bilden.

2. Gattung Osmia Panz.

Die Gattung Osmia schließt sich eng an Eriades an. DUCKE wies nach, daß sich zwischen Eriades und Osmia sämtliche Übergänge finden, und zwar in der Untergattung Protosmia, deren erst neuerdings aufgefundene südliche Formen zum Teil unter Eriades beschrieben wurden. Der Hauptunterschied zwischen beiden Gattungen, der in der Thoraxbildung besteht, ist durch Übergänge von einer zur anderen Form völlig aufgehoben, und die ovale Form des Abdomens von Protosmia ist kein Grund für eine Abtrennung, da sich auch unter den Osmien langgestreckte Formen gleich denen der Eriades finden. DUCKE ist deshalb geneigt, Eriades nur als Untergattung von Osmia zu betrachten.

Wir finden unter den Osmien teils nackte Formen mit ganz schwacher Behaarung wie bei Eriades, teils Formen, bei denen der ganze Körper stark und dicht hummelartig behaart ist.

Zur Untersuchung kamen die Formen:

Osmia spinulosa K.,
Osmia adunca Pz.,
Osmia spinolae Schenk,
Osmia aurulenta Pz.,
Osmia bicolor Schrank,
Osmia rufa L.

Osmia spinulosa K.
(Taf. 13, Fig. 5).

Osmia spinulosa kann man gleich den Arten des Subgenus Protosmia als Fortsetzung der Gattung Eriades ansprechen. Das 1. Bauchsegment hat hier fast ebenso lange Haare wie die folgenden. Die Platte, welche die Bauchbehaarung trägt, nimmt fast die ganze Breite der einzelnen Segmente ein und ist dicht behaart. So zeigt das 2. bis 5. Segment eine Behaarung, die sich fast auf der ganzen Platte ausdehnt und nur an der Vorderseite der Platte ganz kurz ist. Segment 6 weist eine mäßig lange, dichte Behaarung auf, die am Rande in feine Fiederhaare übergeht.

Die Bauchbürste besteht aus langen, gewellten Haaren (Haarformen Nr. 4), die am Ende keulenartig erweitert sind, eine Form, die sich bei den Haaren der Beinsammler nicht findet. Dort gibt es wohl auch gewellte Haare, die aber am Ende zugespitzt sind (Panurgus, Hinterbein). Wir haben es hier mit einer neuen Form von Haaren zu tun, die man sich aus den ge-

drehten Haaren der Eriades-Arten (truncorum oder nigricornis) gleichsam durch Aufdrehung dieser sehr leicht entstandenen denken kann, und die einen Übergang zu glatten Formen bildet.

Beim Männchen zeigen Segment 1—4 eine spärliche und kurze Behaarung, 5 und 6 sind vollkommen umgebildet, ebenso wie bei den Eriades-Arten, und haben mit der ursprünglichen Segmentform wenig Gemeinsames.

An den Beinen sind Coxa, Trochanter und Femur gleich behaart und geformt. Die Tibia dagegen ist beim Weibchen gegen die Spitze zu bedeutend dichter behaart als beim Männchen, sowohl auf der Innen- wie Außenseite. Der Metatarsus ist am Grunde beim Weibchen etwas breiter als beim Männchen, hat aber sonst dieselbe Form. Dagegen ist er bedeutend dichter und länger behaart und auch die einzelnen Haare sind dicker, so daß die ganze Bürste des Metatarsus viel breiter als die des Männchens ist.

Bei dieser Form zeigt sich also, daß zum Abstreifen des Pollens am Körper nicht nur der Metatarsus allein, sondern auch noch ein Teil der Schiene mitbenutzt wird. Bei allen sammelnden Weibchen findet man nämlich auch die Schiene gegen die Spitze zu dicht mit Pollenkörnern besetzt, die in dieser längeren Behaarung der Tibia haften geblieben sind. Wir haben hier eine ähnliche Entwicklung wie bei den Beinsammlern, indem nach und nach die einzelnen Beinglieder mit herangezogen werden, dort zum Sammeln, hier zum Abbürsten des Pollens.

Osmia adunca Pr.
(Taf. 13, Fig. 6).

Diese Art schließt sich an spinulosa an. Das 1. Segment ist mit ziemlich langen Haaren besetzt, hat aber gewöhnliche Form und Bildung. Das 2. Segment ist fast bis zum Vorderrande behaart. Die scharfe Abgrenzung der Platte ist fast bis zum Vorderrand gerückt, so daß sie mit diesem verschmilzt und nur noch an den Seiten deutlich auftritt. Am 3.—5. Segment ist die Platte scharf abgegrenzt, nimmt aber nur die Hälfte des Segmentes ein. Auf der Platte stehen die Haare dicht, sind aber bedeutend kürzer als bei spinulosa und auch etwas dicker. Das 6. Segment hat eine verhältnismäßig kurze, spärliche Behaarung.

Das Haar der Bauchbürste (Haarformen Nr. 5) ist bedeutend kürzer, auch dicker als bei spinulosa. Es ist glatt, gestreckt und nur am Ende keulenförmig verdickt. Es bildet einen Übergang

von den wellenförmigen Haaren der spinulosa zu den glatten von aurulenta, bicolor und anderen.

Beim Männchen haben Segment 1—5 dieselbe Bildung wie beim Weibchen. Am 2. Segment ist die Platte ebenso, nur daß sie noch schärfer abgegrenzt ist. Allein das 6. Segment ist umgewandelt und trägt die den Männchen eigentümliche Behaarung.

An den Beinen (Textfig. 4) sind Coxa, Trochanter, Femur und Tibia dicht behaart. Beim Männchen ist die Behaarung etwas struppiger, beim Weibchen dagegen gleichmäßiger und auf der Spitze der Tibia etwas dichter. Der Metatarsus ist beim Weibchen etwas breiter als beim Männchen, die Haare der Bürste sind dicker und stehen dichter, so daß die Bürste beim Weibchen fast um die Hälfte breiter ist.



Textfig. 4. Osmia adunca Pz. ♀. Rechtes Hinterbein. Vergr. 17 : 1.

Osmia spinolae Schenk.

Diese Art steht der vorigen sehr nahe. Auch hier ist das 2. Segment der Bauchbürste bis zum Vorderrand behaart und die Platte, auf der die Haare stehen, am Vorderrand mit dem Segmentrand verschmolzen.

Das Haar der Bauchbürste ist nach der Spitze zu nicht so breit verdickt, sondern fast gleich breit.

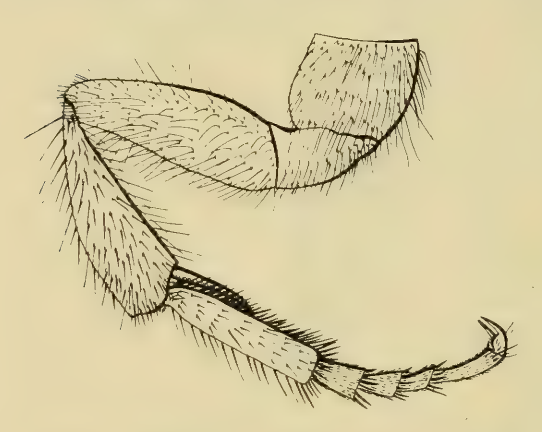
An den Beinen finden wir dieselbe Verteilung der Behaarung wie bei adunca. Die Behaarung ist in beiden Geschlechtern fast gleich stark, beim Männchen nur struppiger. Gegen das Ende der Tibia wird sie beim Weibchen dichter. Der Metatarsus ist bei diesem verbreitert und hat eine dichtere, breitere Bürste als beim Männchen.

Auch das Männchen dieser Art steht adunca sehr nahe. Das 1.—5. Segment hat dieselbe Bildung wie beim Weibchen, nur daß die Behaarung kurz und spärlich ist. Auf dem 2. Segment

reicht die Platte bis zum Vorderrand wie beim Weibchen. Allein das 6. Segment hat wie bei adunca eine Umwandlung erfahren.

Osmia aurulenta Pz.

Diese und die nächste nah verwandte Art zeigen eine besondere Ausbildung der Bauchbürste. Das 1. Segment ist bei auru-lenta wie bei den vorhergehenden Arten gebildet, aber nur mit kurzen Haaren besetzt. Auf dem 6. Segment ist die Behaarung gleichmäßig lang und verhältnismäßig feiner als auf den mittleren Segmenten, nach dem Rande zu fein gefiedert. Dagegen sind das 2.—5. Segment anders gebildet. Die scharfe Ausbildung und Abgrenzung der Platte, auf der die Haare stehen, ist fast ganz verschwunden und nur noch auf dem 2. Segment deutlich zu erkennen. Die Haare selber sind nach dem Endrand zu gedrängt und lassen ein Drittel des Segmentes frei und unbehaart. Wir nähern uns damit wieder Formen, wie wir sie in Eriades campanularum sahen, wo die Bauchbürste auf jedem Segment nur einen Teil einnimmt. Während aber dort die Platte, auf der die Haare stehen, scharf abgegrenzt ist, ist auch diese Abgrenzung hier verschwunden.



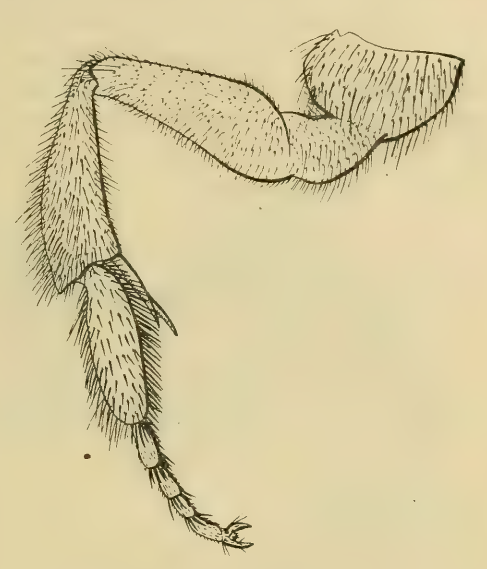
Textfig. 5. Osmia aurulenta Pz. ♂. Rechtes Hinterbein. Vergr. 15 : 1.

Das Haar der Bauchbürste (Haarformen Nr. 6) ist eine glatte, starre Borste, die zum Ende zugespitzt ist und stellt die Hauptform der Sammelhaare dar. Es findet sich bei der Mehrzahl der Osmia-Arten, ferner bei Trachusa und Anthidium.

Beim Männchen haben das 1. und 2. Segment die normale Ausbildung und zeigen eine kurze, spärliche, borstige Behaarung. Das 3. bis 6. Segment hat die besondere Haarausbildung der Männchen und ist gegenüber den Weibchen umgewandelt.

Die Beine (Textfig. 5 und 6) sind in ihrer Behaarung an Coxa, Trochanter, Femur bei beiden Geschlechtern gleich; beim Männchen ist die Behaarung nur noch länger und struppiger. Die

Tibia ist gegen das Ende zu etwas stärker behaart. Der Metatarsus dagegen hat eine noch stärkere Umwandlung erfahren. Er ist beim Weibchen bedeutend breiter und auch kürzer als beim Männchen und hat schon eine ovale Form, wie man es in verstärktem Maße dann bei den Megachile-Arten findet. Die Behaarung des Metatarsus auf der Innenseite ist beim Weibchen auch bedeutend dichter und die einzelnen Haare sind dicker als in der Bürste der Männchen.



Textfig. 6. Osmia aurulenta Pz. ♀. Rechtes Hinterbein. Vergr. 12 : 1.

Osmia bicolor Schrank.
(Taf. 13, Fig. 7.)

Bei bicolor ist die Rückbildung der Bauchbürste noch weiter gegangen. Das 1. Segment hat noch seine natürliche Form und Behaarung. Auch auf dem 2. Segment ist noch die scharfe Abgrenzung der Platte vorhanden und die Behaarung noch gewöhnlich. Dagegen ist sie auf dem 3. bis 5. Segment noch weiter zurückgegangen. Hier findet sich nur noch in einem schmalen Streifen die dichte Bauchsammelbehaarung. Auch auf dem 6. Segment ist die Behaarung mehr auf das letzte Ende beschränkt, wenn auch nicht in dem Maße, wie bei den vorhergehenden Segmenten.

Die Haare der Bauchbürste sind lange glatte Borsten, wie bei der vorigen Art.

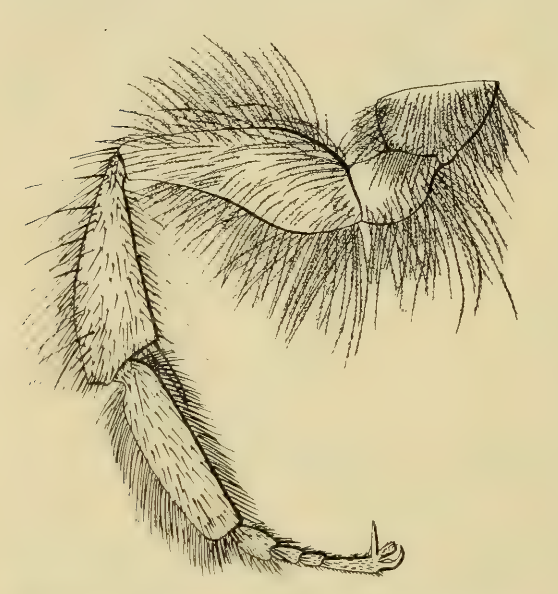
Das Männchen von bicolor ähnelt sehr im Bau der Bauchseite dem von aurulenta. Segment 1 und 2 sind wie bei dieser Art gebildet. Dagegen findet sich auf Segment 3—6 eine andere Anordnung der für die Männchen besonderen Behaarung, auf Grund deren beide Art leicht zu trennen sind.

An den Hinterbeinen sind Coxa, Trochanter und Femur bei beiden Geschlechtern gleichartig behaart, nur sind beim Männchen die Haare etwas länger als beim Weibchen. Die Tibia ist beim

Weibchen gegen das Ende zu dichter behaart, der Metatarsus etwas kürzer und breiter, aber in nicht so ausgeprägtem Maße wie bei aurulenta.

Osmia rufa L.
(Taf. 13, Fig. 8.)

Osmia rufa gehört zu den stark behaarten Formen. Bei ihr sind Kopf, Thorax und Abdomen auf den ganzen Oberseite lang behaart; ebenso ist die stärkere Behaarung auch auf die Beine ausgedehnt. Das Weibchen hat die von allen Osmia-Arten am dichtesten und längsten behaarte Bauchbürste. Segment 1 ist noch recht schwach und spärlich behaart, Segment 6 ist wohl dicht, aber noch kurz behaart, anders dagegen Segment 2—5. Hier ist die Platte, auf der die Haare stehen, sehr deutlich abgegrenzt, im Gegensatz zu den vorhergehenden Arten. Die Haare stehen sehr gleichmäßig bis fast zum Vorderrande der Segmente und bilden eine dichte Bürste.



Textfig. 7. Osmia rufa L. ♀. Rechtes Hinterbein. Vergr. 14 : 1.

Das Haar (Haarformen N. 7) ist sehr lang und schmal und gleichmäßig zur Spitze verdünnt. Es ist einseitig gedreht und nähert sich in der Struktur den Haaren von Eriades nigricornis, nur daß ihm die verdickte Spitze fehlt.

Das Männchen ist gänzlich umgebildet. Segment 1 und 2 haben noch dieselbe Form wie beim Weibchen, nur ist die Behaarung ganz kurz und auf dem 2. Segment sehr weitläufig; immerhin besteht auch noch die scharfe Abgrenzung der Platte. Vom 3. Segment an ist eine vollkommene Umwandlung eingetreten. Die Abgrenzung der Platte besteht wohl noch, doch nimmt diese nur noch die Mitte der Segmente ein. Sie reicht

wohl zum Vorder- und Hinterrand, ist aber von den Seiten zur Mitte gerückt und hat hier die eigentümliche Haarausbildung der Männchen.

An den Hinterbeinen (Textfig. 7) sind Coxa, Trochanter, Femur und Tibia sehr lang und dicht mit gefiederten Haaren besetzt.

Die Tibia hat lange und dichte Borstenhaare; die zum Ende zu beim Weibchen dichter stehen.

Der Matatarsus ist beim Weibchen breiter als beim Männchen und auf Vorder- und Hinterkante gleich stark mit dichten Borsten besetzt, während diese beim Männchen auf der Hinterkante nur zerstreut stehen.

Die Bürste ist beim Weibchen sehr groß und dicht borstig behaart und doppelt so breit wie die des Männchens.

Zu einem Vergleiche kann man als Hauptvertreter spinulosa, adunca, bicolor, rufa heranziehen. Die anderen Arten schließen sich mehr oder weniger eng an diese Formen an.

In spinulosa (Taf. 13, Fig. 5) kann man die Fortsetzung der Eriades-Formen sehen. Die Bauchbürste hat noch an Dichtigkeit zugenommen, die Haarform schließt sich eng an Eriades truncorum an, stellt aber bereits einen weiteren Fortschritt in der Ausbildung der Sammelhaare dar, indem sie sich den gestreckten, glatten Formen nähert.

Beim Männchen ist noch zum größten Teil die alte Ursprungsform der Segmente gewahrt, nur das 5. und 6. Segment sind umgewandelt.

An den Beinen hat die Behaarung der Tibia beim Weibchen zugenommen und dient zur Unterstützung beim Abstreifen des Pollens vom Körper; der Metatarsus ist verbreitet und vor allem hat die Bürste des Metatarsus an Dichtigkeit und Breite zugenommen.

Bei adunca (Taf. 13, Fig. 6) ist die Behaarung der Bauchbürste noch weitergegangen. Die Platte mit der Behaarung dehnt sich über das ganze 2. Segment aus und reicht bis zum Vorderrande.

Dagegen zeigt das 3. bis 5. Segment schon den Übergang zu Formen wie aurulenta und bicolor. Es tritt die Behaarung auf die Hälfte der Segmente zurück, ist aber noch scharf abgegrenzt. Gleichzeitig hat auch die Dicke der Haare zugenommen.

Die wellenförmigen Haare der spinulosa sind hier gestreckt; den Endknopf haben sie beibehalten.

Bauchseite des Männchens und Hinterbeinen beider Geschlechter verhalten sich wie bei der vorigen Art.

Den Übergang zu den extremsten Formen wie bicolor bildet aurulenta. Hier ist die Behaarung auf dem 3. bis 5. Segment noch weiter zurückgegangen und die scharfe Abgrenzung verschwunden; nur das 2. Segment hat noch die gewöhnliche Behaarung behalten.

Am weitesten ist die Rückbildung schließlich bei bicolor (Taf. 13, Fig. 7) gegangen. Hier ist nur noch ein schmaler Streifen Behaarung geblieben, so daß wieder ähnliche Formen der Bauchbürste sich bilden wie bei Eriades campanularum. Die Bauchbürste stellt nicht mehr eine einheitliche Bürste dar, sondern ist unterbrochen und abgesetzt.

Die Haare der Bauchbürste haben bei beiden Arten eine gestreckte, zugespitzte Form und sind dick borstenförmig.

Ähnlich ist die Umbildung beim Männchen vor sich gegangen. Nur noch die beiden ersten Segmente haben die natürliche Form. Vom 3. ab tritt eine vollständige Umformung und gänzlich andere Beharung ein, die für die Männchen Formen der Bauchsammler charakteristisch ist.

An den Hinterbeinen der Weibchen ist die stärkere Behaarung der Tibia wie bei den vorhergehenden Arten beibehalten.

Der Metatarsus nimmt an Breite zu; gleichzeitig tritt eine Verkürzung ein (aurulenta), so daß eine ovale Form des Metatarsus zustande kommt, wie man sie in stärkerem Maße bei den Megachile-Arten findet. Gleichzeitig hat die Bürste des Metatarsus an Dichte und Breite zugenommen und ist schließlich beim Weibchen doppelt so breit als beim Männchen.

Osmia rufa (Taf. 13, Fig. 8), als letzte Form, steht abseits von den anderen. Auf den einzelnen Segmenten ist die Platte scharf abgesetzt, die Behaarung sehr dick und lang und bis zum Vorderrande reichend. Sie schließt sich am nächsten den Eriades-Arten, etwa nigricornis, an, mit der sie das lang gedrehte Haar der Bauchbürste gemeinsam hat, nur daß es die Verdickung zur Spitze verloren hat.

Das Männchen ist ebensoweit verändert wie bei den vorhergehenden Arten. Entsprechend der langen Körperbehaarung sind auch die Beine (Textfig. 7) an Coxa, Trochanter, Femur und Tibia sehr lang behaart. Die Tibia hat beim Weibchen ebenfalls

dichtere Behaarung, und der Metatarsus zeigt von allen Osmia-Arten die stärkste Bürste.

Bei der Gattung Osmia liegen die Verhältnisse wesentlich anders als bei Eriades. Während bei dieser eine Neubildung von Formen, eine Weiterentwicklung zu verzeichnen ist, liegt hier gerade der umgekehrte Fall vor. So sagt FRIESE über Osmia in seiner „Biologie der solitären Blumenwespen“: So artenreich die Gattung ist, im allgemeinen gehört sie doch in bezug auf Individuenzahl zu den weniger häufigen; sie macht den Eindruck, als ob sie die Höhe ihrer Entwicklung bereits überschritten hätte und mit ihrer Artenzahl bergab ginge. Und ähnlich spricht sich auch SCHMIEDEKNECHT über diese Gattung aus.

Immerhin ersieht man aus der vorangegangenen Untersuchung, daß scharf begrenzte Formen vorliegen, wie Osmia rufa, die zu den anderen Arten derselben Gattung keine Übergänge aufweisen, oder bicolor, bei der eine Rückbildung der Bauchbürste eingetreten ist.

Ein wesentliches Moment hat sich noch herausgebildet dadurch, daß die Haare bei einigen Arten dicker geworden sind und Borstenform angenommen haben.

So stehen Formen mit dünnen Haaren, wie Eriades florisomnis, nigricornis oder Osmia rufa, spinulosa Formen mit dicken steifen Borstenhaaren, wie O. adunca, aurulenta, bicolor gegenüber. Da zeigt sich denn, daß mit zunehmender Dicke der Haare die Dichtigkeit der Bauchbürste wieder abnimmt, wie es weiterhin bei Anthidium und Megachile noch schärfer ausgeprägt ist.

Darin haben also die Gattungen Eriades und Osmia gemeinsames, daß sie eine Anzahl scharf ausgeprägter Einzelformen herausgebildet haben, gegensätzliches aber, daß Eriades noch in Weiterentwicklung begriffen ist, Osmia aber die Höchstentwicklung bereits überschritten hat.

3. Gattung Trachusa Jur.

Trachusa serratulae Pz.
(Taf. 14, Fig. 9.)

Von der Gattung Trachusa kennt man bisher nur eine Art. Diese schließt sich in der Ausbildung der Bauchbürste etwa Osmia aurulenta an. Das 1. Segment hat ziemlich kurze, dichte Haare, das 6. Segment ist weitläufig kurz behaart. Auf dem 2. bis 5. Segment ist die Platte noch scharf abgesetzt; aber die Behaarung

auf dieser ist vom Vorderrande zurückgetreten, so daß ein Teil der Platte unbehaart bleibt. Die Behaarung ist ziemlich dicht. Die Haare sind spitze, glatte Borsten von der Art der aurulenta-Haare (Haarformen Nr. 8).



Textfig. 8. Trachusa serratulae Pz. ♂. Linkes Hinterbein. Vergr. 12 : 1.

Beim Männchen hat das 1. Segment lange fein gefiederte Haare, das 2. bis 5. Segment je eine scharf abgesetzte Platte mit kurzen Borstenhaaren, außerdem am Endrande dieser Segmente lange glatte, feine Haare, die einem Wimperkranz gleichen. Das 6. Segment ist umgebildet.

An den Hinterbeinen (Textfig. 8 u. 9) sind Coxa, Trochanter und Femur bei beiden Geschlechtern gleich behaart. An der Tibia ist die Spitze beim Weibchen dichter behaart, der Metatarsus breiter und kürzer, aber nicht in dem Maße wie bei O. aurulenta.



Textfig. 9. Trachusa serratulae Pz. ♀. Linkes Hinterbein. Vergr. 14 : 1.

Friese sieht in Trachusa ein Verbindungsglied zwischen Megachile und Anthidium, indem er angibt, daß sie im Aussehen am meisten Megachile ähneln. Ich schließe mich mehr der Ansicht von Pèrer an, der in Trachusa ein Bindeglied zwischen Osmia und Anthidium annimmt. Sieht doch Trachusa in Körperform eher einer Osmia aurulenta denn einer Megachile ähnlich. Ferner spricht der Bau der Sammelbürste, die Struktur und Form der Haare, die Gestalt der Beine und ihre Behaarung mehr für eine

Osmia. In ihren Lebensgewohnheiten aber neigen die Trachusa sehr zu Anthidium, so daß man sie wohl mit Recht als ein Bindeglied dieser beiden Gattungen betrachten kann.

4. Gattung Lithurgus Bert.

(Taf. 14, Fig. 10.)

Von diesem artenarmen Genus kam Lithurgus chysurus Fonsc. zur Untersuchung, die häufigste Art dieser südlichen Gattung, die sich bei uns nicht findet. Die Gattung steht eigentlich recht isoliert da. Wenn sich auch manche Anklänge einerseits an Osmia, andererseits an Megachile finden, so hat sie sich doch durch ihre besondere Ausbildung zu weit von diesen entfernt, um als Übergang zwischen beiden Gattungen betrachtet zu werden. Diese isolierte Stellung hat auch Friese in seiner „Biologie der solitären Blumenwespen“ recht gut gewürdigt, indem er bei Aufstellung der Verwandtschaftsverhältnisse (S. 778) Lithurgus an Osmia anschloß, ihr jedoch gleichzeitig eine seitliche Stellung gab.

Bei äußerer Betrachtung fallen vor allem folgende Merkmale auf: Der Stirnhöcker des Weibchens, das 7. dornartig verlängerte Hinterleibssegment des Männchens, Merkmale, wie man sie vor allem bei den Osmia-Arten findet.

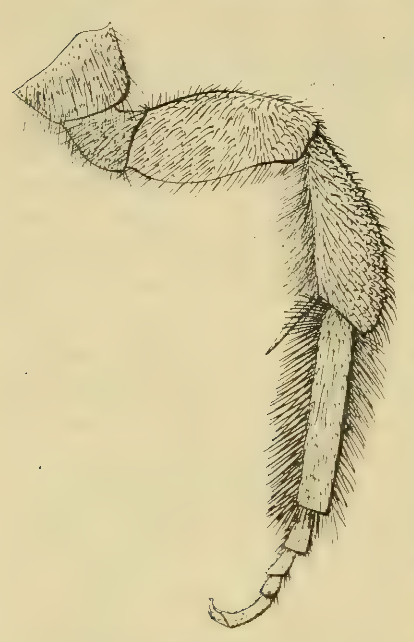
Die Bauchbürste des Weibchens (Taf. 14, Fig. 10) hat folgendes Aussehen. Das 1. Segment ist gleichmäßig dicht und verhältnismäßig lang behaart. Am 2.—5. Segment tritt die Bauchbürstenbehaarung vom Rande der Platte zurück und bedeckt nur ein halb bis zwei Drittel der Segmentplatte; nur nach den Seiten zu ist die Behaarung weiter ausgedehnt und reicht bis zum Vorderende. Das 6. Segment ist gleichmäßig lang und dicht behaart. Am Endrande stehen die Haare dicht schopfartig zu beiden Seiten der kurzen Spitze des 6. Segmentes.

Das Haar ist ähnlich wellenförmig wie bei spinulosa, mit dem Unterschiede jedoch, daß es lang und fein ausgezogen und an der Spitze abgestutzt ist. Darin kommt es also wieder den Haaren von E. nigricornis nahe und bildet eine Zwischenstufe zwischen den Haaren von O. spinulosa und jener.

Das 1. Segment des Männchens hat eine gleichförmige Behaarung, die aber nicht so dicht wie die des Weibchens ist. Am 2. bis 5. Segment ist die Platte scharf abgesetzt und hat eine gleichmäßig dünne Behaarung. Diese Behaarung besteht aus glatten oder gefiederten Haaren, hat also mit der Form der Be-

haarung des Weibchens nichts gemeinsam. Das 6. Segment ist umgewandelt.

An den Hinterbeinen sind Coxa, Trochanter und Femur dicht und lang behaart, beim Männchen länger als beim Weibchen. Die Tibia ist beim Weibchen mit dreieckigen Höckern versehen, eine Bildung, die sich in schwachem Maße nur noch bei Anthidium findet. Die Behaarung ist beim Männchen kürzer als beim Weibchen. Der Metatarsus ist beim Männchen lang und schmal gebogen, beim Weibchen breiter und gerade. Bei diesem ist die Behaarung auf Innen- und Außenseite dicht und lang, während sie bei jenem nur schwach ist.



Textfig. 10. Lithurgus chrysurus Fonsc. ♀. Linkes Hinterbein. Vergr. 10 : 1.

Auch in der Ausbildung des Metatarsus kommt Lithurgus der Gattung Anthidium nahe. Bei dieser Gattung ist der Metatarsus in beiden Geschlechtern lang und schmal, während er bei der Gattung Megachile immer mehr eine ovale Form annimmt.

Lithurgus vereinigt also in sich Merkmale dreier Gattungen. Als Anklang an Osmia: Die Form und Behaarung der Bauchbürste, die Form und Struktur der Haare in dieser, die geringe Differenzierung der Bauchseite des Männchens, die der des Weibchens noch sehr ähnelt, die Ausbildung besonderer Höcker oder Platten an Kopf und Hinterleib.

Als Übergang zu Megachile: Die ganze Form des Körpers, besonders der flach gedrückte Hinterleib.

Schließlich als Anklang an Anthidium:

Die Form des Metatarsus in beiden Geschlechtern, die starke Höckerung der Hinterschienen beim Weibchen, die sich im Anfangsstadium bei Anthidium findet.

5. Gattung Megachile Latr.

Diese Gattung schließt sich in ihrer Ausbildung eng an Osmia an. Zusammen mit Anthidium stellt sie die höchste Entwicklungsstufe der Bauchsammler dar.

Zur Untersuchung kamen die Arten:

Megachile (Chalicodoma) muraria Retz.
Megachile argentata F.
„ centuncularis L.
„ circumcincta K.
„ lagopoda L.

Megachile (Chalicodoma) muraria Retz.
(Taf. 14, Fig. 11.)

Diese Art, die vielfach mit verwandten Arten unter dem besonderen Gattungsnamen Chalicodoma geführt wird, unterscheidet sich eigentlich nur durch die Art ihres Nestbaues von den Megachile-Arten. Sie ist daher mit Recht zu Megachile gezogen worden. Denn auch bei den Osmien finden sich ähnliche Unterschiede im Nestbau, ohne daß deshalb neue Gattungen abgetrennt worden sind.



Textfig. 11. Megachile (Chalicodoma) muraria Retz. ♀. Rechtes Hinterbein. Vergr. 10:1.

Megachile muraria schließt sich eng an Formen wie Osmia adunca an. Das 1. Segment der Bauchbürste (Taf. 14, Fig. 11) hat eine ziemlich dichte Behaarung, die nach den Seiten und dem Ende zu an Länge zunimmt. Das 2. bis 5. Segment hat eine scharf abgesetzte Platte, die fast bis

zum Vorderende behaart ist. Das 6. Segment hat lange, dichte Borstenhaare.

Innerhalb der Bauchbürste finden sich zwei Sorten von Haaren, die auch schon äußerlich gut durch die Farbe unterscheidbar sind: erstens helle, dünne Haare, zweitens dunkle, dickere Haare. Beide haben aber die gleiche Struktur. Sie sind lang glatt wie bei O. aurulenta und haben eine feine Drehung. Die hellen Haare stehen in der Mitte, die dunklen an den Seiten der Bauchbürste.

Beim Männchen ist das 1. Segment gleich dem des Weibchens. Das 2. bis 4. Segment haben eine scharf abgesetzte Platte, die beim 2. und 3. lang fiederig, beim 4. einfach, kürzer behaart ist. Das 5. und 6. Segment sind umgebildet und tragen die für das Männchen eigentümliche Behaarung.

An den Hinterbeinen (Textfig. 11) sind Coxa, Trochanter, Femur und Tibia lang und dicht behaart, beim Männchen länger als beim Weibchen. Bei diesem ist der Metatarsus breiter und etwas länger als beim Männchen und erinnert an Größenverhältnisse wie bei O. aurulenta.

Megachile argentata F.

Bei argentata ist die Behaarung der Bauchbürste ähnlich wie bei Chalicodoma muraria. Das 1. Segment jedoch ist weitläufiger und kürzer, das 2. bis 5. Segment dicht und gleichmäßig fast bis zum Vorderrand behaart; das 6. Segment hat stärkere, dichte Borsten.

In der Bauchbürste hat jedoch das Haar (Haarformen Nr. 9) eine stärkere Drehung erhalten, und die Furchen sind tiefer, so daß die dadurch entstehenden einzelnen Abschnitte des Haares gleichsam perlschnurartig aneinander gereiht sind.

Das 1. Bauchsegment des Männchens gleicht in bezug auf Behaarung dem des Weibchens. Das 2. bis 4. haben wir beim Weibchen, eine abgesetzte Platte, und sind nur kürzer behaart. Das 5. und 6. Segment sind umgewandelt.

An den Hinterbeinen sind Männchen und Weibchen fast gleichartig behaart, das Männchen nur etwas länger und struppiger als das Weibchen. Allein der Metatarsus ist bei diesem länger und auch etwas breiter, außerdem auch stärker behaart.

Megachile centuncularis L.
(Taf. 14, Fig. 12.)

Bei dieser Art ist die Behaarung im ganzen stärker dadurch, daß das einzelne Haar der Bürste dicker ist. Bei dieser und bei circumcincta und lagopoda hat das Haar der Bauchbürste die größte Dicke erreicht. Es ist eine feste starre Borste geworden, die durch gedrehte Furchen gleichzeitig einen hohen Grad von Elastizität erreicht hat. Die Bauchbürste selber ist infolge der Dicke der Haare dünner behaart. Gleichartig vom



Textfig. 12. Megachile circumcincta K. ♂. Rechtes Hinterbein.

Textfig. 13. Megachile circumcincta K. ♀. Rechtes Hinterbein.

1. bis 6. Segment sind die Haare lang und dick gleich Borsten und bleiben nur wenig vom Vorderrand der Platte entfernt. Gleiche Ausbildung wie centuncularis haben circumcincta und lagopoda (Haarformen Nr. 10), die deshalb nicht eingehender behandelt zu werden brauchen.

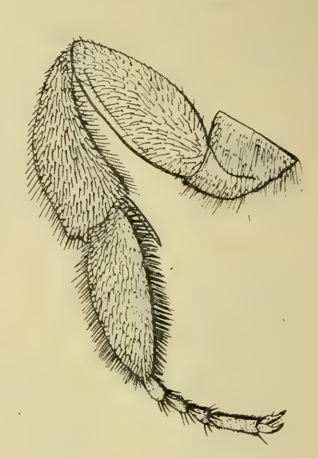
Das Männchen von centuncularis hat dieselbe Ausbildung der Bauchsegmente wie das Weibchen auf den ersten vier Segmenten; nur die Behaarung ist kurz und fein. Das 5. und 6. Segment sind umgewandelt. Ebenso ist es bei circumcincta und lagopoda.

An den Hinterbeinen ist die Dichte und Verteilung der Haare dieselbe wie bei den vorhergehenden Arten der Gattung.

Nur der Metatarsus nimmt an Breite und Dicke beim Weibchen zu. Während er beim Männchen von centuncularis drei Viertel der Größe des Weibchens hat, hat er bei circumcincta (Textfig. 12 u. 13) nur noch zwei Drittel und schließlich bei lagopoda (Textfig. 14 u. 15) gar nur die Hälfte der Größe des Weibchens



Textfig. 14. Megachile lagopoda L. ♂. Rechtes Hinterbein. Vergr. 8 : 1.



Textfig. 15. Megachile lagopoda L. ♀. Rechtes Hinterbein. Vergr. 8 : 1.

sowohl in bezug auf Breite als auch auf Länge. Der Metatarsus der Weibchen von lagopoda (Textfig. 15) ist also viermal so groß wie der des Männchens dieser Art.

Die Gattung Megachile ist die artenreichste aller Gastrilegiden. Die Weibchen dieser Gattung sehen sich durchweg ähnlich und unterscheiden sich nur durch Größe, Skulptur und Behaarung. Anders dagegen die Männchen. Hier sind besonders die sexuellen Unterschiede stark ausgeprägt. Die Verbreiterung der Vordertarsten, die eigentümliche Behaarung dieser, die Ausbildung in Zacken und Spitzen am letzten Hinterleibssegment und nicht zum wenigsten die besondere Behaarung auf den letzten Bauchsegmenten, alles dies sind eigentümliche Merkmale der Männchen, die auf eine hohe Entwicklung schließen lassen.

Auch die Bauchbürste hat die höchste Ausbildung erreicht. Die Bürsten bilden starke, dicke Borsten, die infolge ihrer Drehung widerstandsfähiger sind, gleichzeitig aber die beste An-

passung an die Aufnahme von Blütenstaub zeigen und innerhalb der einzelnen Segmentplatten die größtmöglichste Raumausdehnung einnehmen.

6. Gattung Anthidium Fabr.

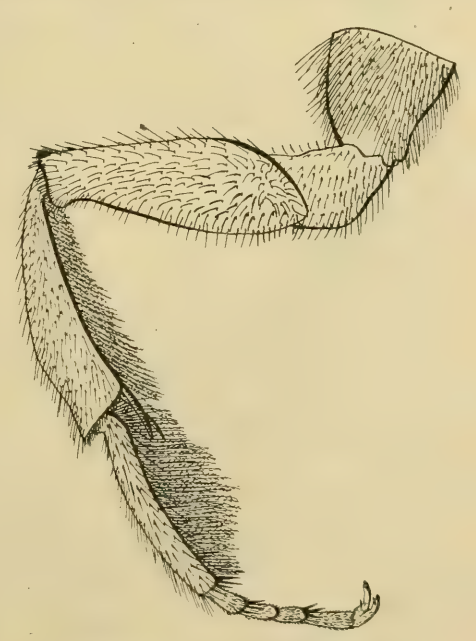
Als letzte Gattung kam schließlich die Gattung Anthidium in Frage. Wie schon gesagt, bildet die Gattung Trachusa die Brücke zwischen Osmia und Anthidium.

Anthidium, das sowohl morphologisch in der Ausbildung der Männchen als auch biologisch in seinem Nestbau eine schon mehr isolierte Stellung einnimmt, zeigt innerhalb seiner Arten eine große Einförmigkeit. Es genügt daher, die beiden Arten:

Anthidium manicatum L. und
Anthidium oblongatum Latr. zu betrachten.

Anthidium manicatum L.

Diese Art zeigt große Übereinstimmung mit Trachusa. Das 1. Segment ist kürzer und spärlicher behaart als bei dieser. Das 2. bis 5. Segment zeigen dieselbe Ausbildung wie bei jener, nur tritt die Behaarung vom Vorderrand der Platte stärker zurück, eine Erscheinung, die wir auch bei Osmia-Arten hatten. Das 6. Segment schließlich ist länger und gleichmäßiger behaart wie bei Trachusa.

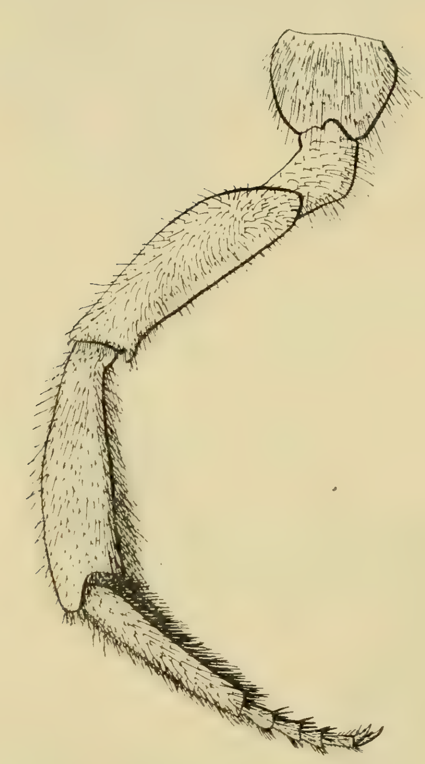


Textfig. 16. Anthidium manicatum L. ♂. Rechtes Hinterbein. Vergr. 13 : 1.

Die Haare der Bauchbürste sind lange glatte Borsten, die am Ende zugespitzt sind wie bei Osmia aurulenta und Trachusa.

Das 1. bis 5. Segment des Männchens zeigt eine kurze, spärliche Behaarung. Das 4. besitzt außerdem ein Büschel aus langen, glatten Haaren; das 6. Segment ist umgewandelt.

Die Form der Beine (Textfig. 16 u. 17) unterscheidet sich wesentlich von der von Trachusa, Coxa, Trochanter, Femur und Tibia sind mäßig dicht mit steifen Borstenhaaren besetzt, die beim Männchen länger sind; der Metatarsus hat jedoch eine ganz andere Form. Er ist lang und schmal und schließt sich eng in der Form an Lithurgus und weiter rückwärts an O. aurulenta an. Beim Männchen ist er dazu noch stark gekrümmt und auf der Innenseite mit einer Menge langer Fiederhaare besetzt. Beim Weibchen ist er lang und schmal und trägt eine dichte Bürste.



Textfig. 17. Anthidium manicatum L. ♀. Rechtes Hinterbein. Vergr. 13 : 1.

Anthidium oblongatum Latr.
(Taf. 14, Fig. 13.)

A. oblongatum ähnelt sehr der vorigen Art in Ausbildung der Bauchbürste. Die Behaarung ist vielleicht noch etwas länger und dichter, besonders auf dem 2. bis 5. Segment. Die einzelnen Haare haben die gleiche Form wie bei A. manicatum.

Beim Männchen ist die Behaarung kurz und spärlich, jedoch etwas länger als bei manicatum. Das Haarbüschel am 4. Segment besteht aus Haaren, die schon mehr borstenförmig sind. Das 6. Segment ist ebenfalls umgewandelt.

An den Beinen findet man dieselbe Behaarung und Form. Der Matatarsus des Männchens ist lang gekrümmt, der des Weibchens gerade und breiter.

Betrachten wir also die Gattung Anthidium, so zeigt sich, daß auch hier eine Höhe die Entwicklung erreicht ist, jedoch in anderer Art als bei Megachile, bei beiden Arten zwar eine dichte

Bürste, die aber bei Anthidium aus glatten, dichten Haaren, bei Megachile aus gedrehten, dicken Borsten gebildet ist.

An den Hinterbeinen ist der Metatarsus bei Anthidium stark verlängert, bei Megachile verlängert und zugleich stark verbreitert.

Danach scheint mir Anthidium nicht die Stufe der Entwicklung erreicht zu haben wie Megachile, so daß man Anthidium wohl kaum als eine höhere Entwicklungsstufe gegenüber Megachile ansehen kann.

Damit soll die Untersuchung der einzelnen Arten beendet sein.

II. Allgemeine Zusammenfassung der Ergebnisse.

Fassen wir jetzt vergleichend das Ergebnis unserer Untersuchung zusammen, so sind es vier Gesichtspunkte, die man für die Entwicklung der Bauchsammler bestimmend heranziehen kann:

1. Die Entwicklung der Bauchbürste,
2. die Entwicklung der Sammelhaare,
3. die besondere Ausbildung des Männchens,
4. die Form und Behaarung der Beine.

1. Die Entwicklung der Bauchbürste.

Bei der Ausbildung dieses Sammelapparates machen sich zwei Richtungen bemerkbar. Einmal besteht das Bestreben, eine möglichst dichte Bauchbürste zu entwickeln, das andere Mal, den für die Sammelbehaarung vorhandenen Raum vollkommen auszunutzen. Die Sammelbürste konnte also auf Dichte wie Ausdehnung weitergebildet werden. Betrachten wir die untersuchten Arten:

In E. campanularum (Taf. 12, Fig. 1) sehen wir die einfachste Form; schwache, dünne Behaarung auf den mittleren vier Segmenten, das letzte (6.) zum Sammeln noch ungeeignet. Die Bauchbürste besteht aus einzelnen Absätzen, da ihre einzelnen Teile auf den Segmenten noch nicht breit genug sind, um als geschlossene Bürste aufzutreten.

E. florisomnis (Taf. 12, Fig. 2) hat schon dichtere Behaarung; auch nimmt die Behaarung der einzelnen Segmente auf diesem größeren Raum zu. Das 6. Segment wird auch zum Sammeln herangezogen.

Bei E. nigricornis (Taf. 12, Fig. 3) haben die Haare an Länge zugenommen. Die Dichte und Ausdehnung der Behaarung ist im wesentlichen dieselbe geblieben.

E. truncorum (Taf. 12, Fig. 4) zieht auch das 1. Segment schon zum Sammeln heran. Das 2. bis 6. Segment sind wie die der vorhergehenden Art behaart.

Bei O. spinulosa (Taf. 13, Fig. 5) hat sich die Bauchbehaarung der einzelnen Segmente noch weiter ausgedehnt und nimmt fast die ganzen Segmente ein.

Bei O. adunca (Taf. 13, Fig. 6) hat die Bauchbürstenbehaarung die größte Ausdehnung erreicht, und zwar soweit, daß die Abgrenzung des Raumes auf der die Sammelhaare stehen, mit dem Vorderrand verschmilzt. Dies gilt aber nur für das 2. Segment. Auf dem 3. bis 5. setzt schon eine Rückbildung ein. Hier nimmt die Platte mit den Sammelhaaren nur noch einen Teil der Segmente ein; das 6. Segment hat ebenfalls kürzere Behaarung. Gleichzeitig nehmen die Haare an Stärke zu.

O. aurulenta geht in der Rückbildung noch weiter. Auch das 1. Segment verliert an Länge der Behaarung. Das 2. bis 5. Segment besitzen nur noch zwei Drittel die Bauchbehaarung. Vom 3. Segment an ist auch die scharfe Abgrenzung der Platte, auf der die Haare stehen, verschwunden.

Diese Reduktion findet ihren Höhepunkt bei O. bicolor (Taf. 13, Fig. 7). Hier ist nur noch ein Drittel jedes Segmentes mit einer Sammelbehaarung versehen. Damit ist ein gewisser Abschluß erreicht.

Um den Übergang zu der höchst entwickelten Form von Megachile zu verfolgen, müssen wir bei O. adunca beginnen.

Wir hatten gesehen, daß bei dieser Art schon die Dichte der Sammelbehaarung zurückgetreten war, indem gleichzeitig die Dicke der Haare zugenommen hatte. Dieses Prinzip setzt sich hier fort. Die Dicke der Haare nimmt zu, gleichzeitig aber die Dichte der Bürste ab.

M. muraria (Taf. 14, Fig. 11) hat noch die lange dünne Behaarung auf der Mitte aller Segmente und bildet durch seine beiden Arten von Haaren den typischen Übergang zu den borstenförmigen Formen. Das 6. Segment hat schon ganz den Übergang dazu vollzogen. Es hat lange dichte Borstenhaare.

Die Behaarung des 1. Segmentes tritt nun wieder in den Hintergrund. Dies Segment scheidet für das Sammeln gänzlich aus. Dagegen ist die Rückbildung der Bürste auf dem 2. bis 5. Segment nur in geringem Maße eingetreten.

Bei M. argentata und noch mehr bei M. centuncularis (Taf. 14, Fig. 12), circumcincta und lagopoda schließlich ist die Höhe in der Ausbildung der Sammelbürste erreicht. Diese bedeckt auf jedem Segment zwei Drittel der Platte. Die Haare stehen gleichmäßig und dicht vom 1. bis 6. Segment und bilden eine dichte Bürste starrer Borsten.

Betrachten wir nun den Übergang zu Anthidium und beginnen wir bei O. aurulenta. Hier ist die Behaarung auf dem 2. bis 5. Segment sehr zurückgetreten. Ähnliche Verhältnisse zeigen sich bei Tr. serratulae (Taf. 14, Fig. 9), der Übergangsform zu Anthidium. Auf dem 2. bis 5. Segment ist die Platte wohl noch abgesetzt; aber die Behaarung reicht nicht bis zum Vorderrande, hat jedoch an Dicke wieder zugenommen. Dagegen ist die Behaarung des 1. Segments kürzer geworden.

Bei Anthidium (Taf. 14, Fig. 13) schließlich hat das 1. Segment nur noch eine kurze spärliche Behaarung, ähnelt also in der Entwicklung etwas den Megachile-Arten. Am 2. bis 5. Segment ist die Bürstenbildung noch weiter zurückgegangen. Dagegen hat die Dichte der Haare zugenommen. Wir haben also hier als Endform eine auf jedem Segment scharf abgesetzte dichte Bürste langer glatter Haare.

Über die Stellung von Osmia rufa (Taf. 13, Fig. 8) und Lithurgus (Taf. 14, Fig. 10) ist bereits bei der Beschreibung der Arten das Nötige gesagt worden. Sie kommen für einen Vergleich als abseits stehend nicht in Betracht.

So kann man also Schritt für Schritt eine Weiterentwicklung verfolgen. Von der dünnbehaarten Bauchbürste einer E. campanularum (Taf. 12, Fig. 1) gelangen wir zu immer dichter behaarten Formen, bis schließlich die Höhe erreicht ist (O. adunca) (Taf. 13, Fig. 4), und der umgekehrte Fall von Rückbildung in Erscheinung tritt (O. bicolor) (Taf. 13, Fig. 7). Vorher jedoch haben sich zwei Entwicklungsreihen abgeschieden, die eine auf Megachile, die andere auf Anthidium zu. Das bis dahin dünne Haar hat nach und nach an Dicke zugenommen. Die Megachile-Reihe behält die auf die ganzen Segmente ausgedehnte Bauchbürste bei. Die Haare werden immer dicker, bis sie Borstenform angenommen haben, und schließlich finden wir als Schlußform die über alle sechs Segmente ausgedehnte Bürste aus steifen Borstenhaaren. Anders die Entwicklungsreihe auf Anthidium zu. Hier wird die Bürstenbehaarung auf den einzelnen Segmenten immer mehr ver-

schmälert, nimmt dafür aber an Dichte zu und zeigt uns zum Schluß eine Bürste, deren einzelnen Teile scharf abgesetzt ebenfalls in ihrer Art eine Höhe der Entwicklung erreicht haben.

2. Die Entwicklung der Sammelhaare.

Um zu der Anfangsform der Bauchsammelbehaarung zu gelangen, muß man die Behaarung der Apiden am Abdomen betrachten. Hier findet man überall eine feine Fiederbehaarung. Gleiche Fiederbehaarung zeigt sich aber auch in der Bauchbürste von E. florisomnis (Haarformen Nr. 1), als der einzigen Form, die diese Behaarung noch erhalten hat. Man muß daher diese Behaarung als Ausgangsform für die Bauchsammelbehaarung betrachten. Das Haar ist lang und dünn und allseitig mit feinen Ästen versehen. Da diese Fiederbehaarung als Bürstenbehaarung nicht geeignet ist — in den obersten Fiedern jedes Haares würden die ersten Pollenkörner haften bleiben und so verhindern, daß Pollenkörner an die Mitte und den Grund der Bauchbürste gestreift und die Bürste voll ausgenützt würde — muß die Fiederbehaarung bald verschwinden, um einer glatten Behaarung zu weichen. Es finden sich nun alle Zwischenglieder zu glatten Formen. Die nächste Haarform ist die von Eriades truncorum (Haarform Nr. 2). Hier sind die Seitenäste der Haare verschwunden. Dagegen sind aber noch die Stellen deutlich zu erkennen, an denen die Seitenäste gesessen haben. Diese Stellen treten als erhabene Buckel vor. Diese Buckel verschwinden, so daß das Haar die glatte Form erhält. Nur die verdickte Spitze ist geblieben (Osmia adunca [Haarform Nr. 5]). Die verdickte Spitze geht verloren und es entwickelt sich die glatte Borstenform (O. aurulenta [Haarform Nr. 6], Trachusa [Haarform Nr. 8], Anthidium).

Schon bei Anfangsformen, wie E. nigricornis (Haarform Nr. 3), war auch eine seitliche Drehung aufgetreten. Diese tritt besonders bei den Megachile-Arten in Erscheinung und ist typisch für diese ganze Gattung. Hier sehen wir stark gedrehte Haare, bei denen eine Art Spiralrinne scharf ausgeprägt ist, so daß das Haar bei den extremsten Formen aus einer Reihe Gliedern zusammengesetzt erscheint. Sicher ist diese Haarform das Vollkommenste dieser Art. Durch die Drehung ist gleichzeitig mit Druck- und Zugfestigkeit ein hoher Grad von Elastizität gewährleistet, so daß man die Bauchbürste den Megachile-Arten aus diesem Grunde ebenfalls als am höchsten entwickelt bezeichnen kann.

Auch die gewellten Haare, wie die von Osmia spinulosa nnd Lithurgus chrysurus, können wir uns aus Formen, wie E. nigricornis, entstanden denken, dadurch, daß das Haar gleichsam aufgedreht worden ist. Große Ähnlichkeit zeigt sich besonders zwischen den Haaren von E. nigricornis und Lithurgus, bei denen diese in eine lange keulenförmige Spitze ausgezogen sind.

3. Die besondere Ausbildung der Männchen.

Bei den Männchen kann man folgendes feststellen:

Die Anfangsform von E. campanularum hat bei Männchen und Weibchen gleiche Ausbildung in den Bauchsegmenten. Nach und nach bei höher entwickelten Formen tritt eine Umbildung einzelner Bauchsegmente ein. Sie erhalten eine besondere Behaarung aus Sinneshaaren, die für jede Art charakteristisch ist. Eine allgemeine Regel für die Entwicklung läßt sich aber nicht aufstellen. Bei höher entwickelten Formen sind meistens mehrere Segmente umgebildet; doch finden sich auch Ausnahmen. Immerhin ist die Zahl der umgewandelten Segmente bei den einzelnen Arten der Gattungen Megachile (5 + 6) und Anthidium (6) konstant. Die Gleichförmigkeit der Arten, die sich bei diesen höchstentwickelten Gattungen schon aus der Bauchbürste und Sammelbehaarung feststellen ließ, wird auch hier wieder erwiesen.

Anders liegen die Verhältnisse bei den Gattungen Eriades und Osmia. Hier schwankt die Zahl der umgewandelten Segmente bei den einzelnen Arten, was sich ja leicht daraus erklären läßt, daß Eriades noch in der Entwicklung begriffen, Osmia aber die Höhe der Entwicklung bereits überschritten und eine Anzahl Arten entwickelt hat, bei denen man schon von einer Art Überentwicklung oder besser schon Degenerationserscheinung sprechen kann (O. bicolor). Folgende Tabelle gibt einen Überblick über die Umbildung der männlichen Bauchsegmente bei den einzelnen Arten:

Art	Umgewandelte Segmente
Eriades campanularum	—
„ florisomnis	4 + 5 + 6
„ nigricornis	5 + 6
„ truncorum	3 + 4 + 5 + 6

Art	Umgewandelte Segmente
Osmia spinulosa	5 + 6
„ adunca	6
„ spinolae	6
„ aurulenta	3 + 4 + 5 + 6
„ bicolor	3 + 4 + 5 + 6
„ rufa	3 + 4 + 5 + 6
Trachusa serratulae	6
Lithurgus chrysurus	6
Megachile muraria	5 + 6
„ argentata	5 + 6
„ centuncularis	5 + 6
„ circumcincta	5 + 6
„ lagopoda	5 + 6
Anthidium manicatum	6
„ oblongatum	6

4. Die Form und Behaarung des Beines.

Form und Behaarung der Beine muß zur Untersuchung mit herangezogen werden, da diese zum Abstreifen des Pollens von der Körperbehaarung und zu seiner Übertragung auf den Bauchsammelapparat verwandt werden. Und da zeigt sich, daß mit höherer Entwicklung des Bauchsammelapparates auch das Bein eine Umwandlung erfuhr. Es wurden Männchen und Weibchen nebeneinander untersucht, um festzustellen, wie weit die Behaarung als allgemeine Körperbehaarung der Art zukommt und wie weit sie spezielle Behaarung des Weibchens ist. Bei den einfachen Formen [Eriades (Textfig. 1)] haben wir bei Männchen und Weibchen gleiche Form und Behaarung der Beine. Nur die Bürste des weiblichen Metatarsus ist natürlich dichter behaart, da sie für das Abbürsten ja allein in Betracht kommt. Aber schon bald wird der Metatarsus breiter und länger [E. nigricornis (Textfig. 2 u. 3), truncorum]. Allmählich nimmt auch das Ende der weiblichen Tibia an Dichte der Behaarung zu, und diese wird mit zum Abstreifen herangezogen; die Bürste des Metatarsus wird immer dichter [O. adunca (Textfig. 4)]. Nun machen sich zwar Richtungen in der Entwicklung geltend. Die eine erstrebt eine möglichste Verbreiterung, die andere eine Verlängerung des Metatarsus. Wenden wir uns der ersten zu. An O. adunca (Textfig. 4) schließt sich O. aurulenta (Textfig. 5 u. 6) an. Hier

nimmt der Metatarsus an Breite zu; er verbreitert sich immer mehr, die Bürste wird immer dichter [Trachusa (Textfig. 8 u. 9), M. muraria (Textfig. 11)], bis wir schließlich über circumcincta (Textfig. 12 u. 13) bei Formen angelangt sind, bei denen der Metatarsus des Weibchens viermal so groß wie der des Männchens ist. [M. lagopoda (Textfig. 14 u. 15)]. Anders die andere Reihe. Hier können wir auch bei Osmia-Arten, etwa O. bicolor, beginnen. Der Metatarsus wird schmäler und bedeutend länger [O. rufa (Textfig. 7)], bis wir bei Formen, wie Lithurgus (Textfig. 10) und Anthidium (Textfig. 16 u. 17) anlangen, wo er fast die Länge der Tibia erreicht.

Prüfen wir zum Schlusse das Ergebnis vorliegender Untersuchung mit anderen Arbeiten, die von einem anderen Gesichtspunkt aus, wie z. B. die Arbeit Demolls über die Entwicklung der Mundteile, die phylogenetische Verwandtschaft der Gastrilegiden zu ergründen suchen, so finden wir dort dasselbe Resultat. Nur in bezug auf Eriades ist er anderer Ansicht. Er schreibt: „Eriades ist die niedrigste Form der Bauchsammler, kann jedoch nicht als Ausgangspunkt für die übrigen angesehen werden, wie bisher geschehen, da der Kiefertaster hier stärker rudimentiert ist als bei Osmia. Auch macht schon der hier allein auftretende stark ausgeprägte sexuelle Dimorphismus hinsichtlich der Galea ein Abstammen der anderen Gattungen von dieser mindestens sehr unwahrscheinlich."

Wie ich nun bei Behandlung der Gattung Eriades gezeigt habe, liegen hier so viele, verschiedenartig ausgeprägte Formen vor, daß bei der Untersuchung nur einer Art (E. nigricornis) von seiten Demolls man nicht auf den Charakter der ganzen Gattung schließen kann. Noch viel weniger aber kann man durch Untersuchung nur einer Art einen Schluß auf Verwandtschaft zweier Gattungen ziehen. Solange nicht eine größere Anzahl von Eriades-Arten untersucht wird, muß die Verwandtschaftsfrage vom Standpunkt der Entwicklung der Mundteile aus wenigstens zwischen Eriades und Osmia noch offen bleiben.

III. Die Abstammung der Gastrilegiden.

Als letztes Kapitel bliebe noch die eine Frage zu erörtern: Von welchen Bienenformen stammen die Gastrilegiden ab?

Es sind da hauptsächlich zwei Richtungen vertreten. Die einen wollen die Bauchsammler auf die Urbienengattung Prosopis,

die anderen auf die Gattung Halictus zurückführen. Beide Theorien haben etwas für sich.

Betrachten wir zunächst die Gattung Halictus. Wir finden hier bei den Weibchen auf der Bauchseite eine dichte Fiederbehaarung, in der auch einzelne glatte Haare vertreten sind, die aber noch auf den Endrand jedes Segmentes beschränkt ist. Man könnte sich nun denken, daß bei der Mischbehaarung aus glatten und gefiederten Haaren diese als unbrauchbar immer mehr verschwinden, während die glatten Haare vorherrschend werden.

Andererseits habe ich bei der Entwicklung der Haarformen gezeigt, wie aus verzweigten Haaren schließlich glatte Formen entstehen können.

Eine Entstehung aus Halictus-Formen wäre also nicht von der Hand zu weisen, so daß diese Theorie neuerdings von Alfken wieder aufgenommen ist, nachdem bereits früher schon Hermann Müller für sie eingetreten war.

Friese dagegen neigt mehr der Ansicht zu, die Bauchsammler direkt von Prosopis abzuleiten und sieht in den einfachen Arten wie E. campanularum schwache Anklänge daran.

Für beide Ansichten sind gleich wenig Beweise vorhanden. Wenn die äußere Form und Gestaltung ausschlaggebend sein soll, möchte ich mich nach meinen Untersuchungen lieber der Ansicht von Friese anschließen, da ich nirgends einen Beweis für eine nähere Verwandtschaft mit Halictus erblicken kann. Ich stelle mir als gedachtes Zwischenglied zwischen Prosopsis und Eriades eine Form vor, die schon auf dem ganzen Körper eine schwache Fiederbehaarung — die typische Behaarung der Bienen — aufweist, während Prosopis noch ganz nackt ist. Von dieser Zwischenform läßt sich dann leicht alles Weitere ableiten. Da natürlich diese Zwischenformen verschwunden sind, wird sich ein sicherer Beweis für die eine oder andere Theorie nicht erbringen lassen.

IV. Die Haarformen der Sammelbürste.

Braue hat am Schlusse seiner Arbeit ein ganzes Kapitel über die Haarformen der Beinsammler eingeschaltet. Da wir hier nur bis auf eine Ausnahme einfache Haarformen haben, genügt die Abbildung der einzelnen Typen in folgendem:



H a a r f o r m e n. Vergr. etwa 128 : 1.

1 Er. florisomnis L., *2* Er. truncorune L., *3* Er. nigricornis Nyl., *4* Osm. spinulosa K., *5* Osm. adunca Pz., *6* Osm. aurulenta Pz., *7* Osm. rufa L., *8* Trach. serratulae Pz., *9* Meg. argentata F., *10* Meg. lagopoda L.

Die Untersuchungen vorliegender Arbeit wurden im Phyletischen Museum Wintersemester 1913/1914 und Sommersemester 1914 begonnen und im Zwischensemester 1919 im Zoologischen Institut der Universität Jena vollendet. Bevor ich die Arbeit abschließe, möchte ich nicht unterlassen, meinen beiden Lehrern, Herrn Prof. Dr. MEISENHEIMER, bei dem die Arbeit begonnen und Herrn Prof. Dr. PLATE, bei dem die Arbeit zu Ende geführt

wurde, für ihr Interesse, das sie ständig meiner Arbeit entgegenbrachten und für die Unterstützung, die sie mir jederzeit mit Rat und Tat zukommen ließen, meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen. Wenn es mir überhaupt möglich war, in so kurzer Zeit, nach $4^1/_2$ jähriger Tätigkeit im Felde, die Arbeit zu einem Abschluß zu bringen, so verdanke ich dies in erster Linie Herrn Prof. Dr. Plate, der alles für mich getan hat, um mich wieder der wissenschaftlichen Arbeit zuzuführen, die Lust und Liebe dafür in mir erneut zu wecken und mir das Arbeiten unter den erschwerten Verhältnissen zu ermöglichen.

Jena, März 1919.

Literaturverzeichnis.

Alfken, J. D., Bienenfauna von Ostpreußen. Schriften d. phys.-ökonom. Gesellschaft Königsberg 1913.

Ders., Bienenfauna von Westpreußen. 34. Bericht d. westpreuß. bot.-zool. Vereins.

Braue, Aug., Die Pollensammelapparate der beinsammelnden Bienen. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. 1913, Bd. L.

Buttel-Reepen, H. v., Die stammesgeschichtliche Entstehung des Bienenstaates. Leipzig 1903.

Dahl, F., Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Funktion der Insektenbeine. Arch. f. Naturgesch., 50. Jahrg., H. 1. Berlin 1884.

Dalla-Torre, v. und Friese, H., Synonymischer Katalog der europäischen Schmarotzerbienen. Entom. Nachr., 20. Jahrg., 1894.

Demoll, R., Die Mundteile der solitären Apiden. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. XLI, H. 1. Leipzig 1908.

Ducke, A., Die Bienengattung Osmia Panz. Ber. d. nat.-med. Vereins Innsbruck, 23. Jahrg., 1896/97.

Frey-Gessner, E., System. Verzeichnis der bis jetzt in der Schweiz gefundenen Apiden. Mitteil. d. Schweiz. Entom. Gesellsch., Bern 1912.

Friese, H., Beiträge zur Biologie der solitären Blumenwespen. Zool. Jahrb., Abt. Syst., Bd. V, 1891.

Ders., Die Bienen Europas. Teil I—III: Berlin 1895—97; Teil IV—VI: Innsbruck 1898, 1899, 1901.

Ders., Die Bienenfauna von Deutschland und Ungarn. Berlin 1893.

Ders., Megachilinae. Das Tierreich Apidae, I. Berlin 1911.

Ders., Schmarotzerbienen und ihre Wirte. Zool. Jahrb., Abt. Syst., Bd. III, 1889.

Ders. und Wagner, F. v., Zoologische Studien an Hummeln. Zool. Jahrb., Bd. XXIX. Jena 1909.

Kirchner, O., Blumen und Insekten. Leipzig und Berlin 1911.
Knuth, K., Handbuch der Blütenbiologie, Bd. I u. II. Leipzig 1898/99.
Müller, H., Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten und ihre Anpassungen an dieselben. Leipzig 1881.
Ders., Anwendung der Darwinschen Lehre auf Bienen. Verh. d. naturw. Ver. d. Rheinl. u. Westf. 1872, Bd. XXIX.
Ders., Die Entwicklung der Blumentätigkeit der Insekten. Kosmos 1881, Bd. IX.
Ders., Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen beider. Leipzig 1873.
Nylander, Genus Heriades. Cherbourg 1856.
Pérez, J, Contribution à la faune des apiaires de France. Act. de la soc. Linn. Bordeaux 1879—84.
Ders., Hermann Müller et la coloration de l'appareil collecteur des Abeilles. Bordeaux 1890.
Réaumur, Memoire pour servir à l'histoire d'insectes. Paris 1734—42.
Saunders, Edw., Remarks on the hairs of some of our British Hymenoptera. Trans. Entom. Soc. London 1878.
Ders., Synopsis of British Hymenoptera. Ebenda 1882—84.
Ders., On the terminal ventral segments of the abdomen in Prosopis and other Anthophila. Ebenda 1882—84.
Schletterer, A., Monographie der Bienengattungen Chelostoma Latr. und Heriades Spin. Zool. Jahrb., Abt. Syst., Bd. IV, 1889.
Schmiedeknecht, O., Apidae Europaeae. Gumperda u. Berlin 1882—87.
Ders., Die Hymenopteren Mitteleuropas. Jena 1907.
Semichon, Louis, Recherches morphologiques et biologiques sur quelques Mellifères solitaires. Bull. scient. France et Belg., Paris 1906.
Smith, F., Catalogue of British Hymenoptera in the British Museum, II. Edition. London 1876.
Ders., Catalogue of Hymenoptera Insects in the collection of the British Museum, Part I and II. London 1853/54.
Sprengel, C. Th., Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und der Befruchtung der Blumen, 1793.
Strohl, J., Die Copulationsanhänge der solitären Apiden und die Artenentstehung durch physiologische Isolierung. Zool. Jahrb., Abt. Syst., Bd. XXVI, 1908.
Taschenberg, E. L., Die Hymenopteren Deutschlands. Leipzig 1866 (Bremen, Verlag von M. Heinsius).
Thomson, C. G., Hymenoptera Scandinaviae, Tome II, Lundae 1872.
Verhoeff, C., Beiträge zur Biologie der Hymenopteren. Zool. Jahrb., Abt. Syst., Bd. VI, 1892.
Walter, Dr., Palpus maxillaris Lepidopterorum. Jena 1884.
Zander, E., Beiträge zur Morphologie des Stachelapparates der Hymenopteren. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. LXVI. Leipzig 1899.

Tafelerklärungen.

Tafel 12.

Fig. 1. Eriades campanularum K.
Fig. 2. „ florisomnis L.
Fig. 3. „ nigricornis Nyl.
Fig. 4. „ truncorum L.

Tafel 13.

Fig. 5. Osmia spinulosa K.
Fig. 6. „ adunca Pz.
Fig. 7. „ bicolor Schrank
Fig. 8. „ rufa L.

Tafel 14.

Fig. 9. Trachusa serratulae Pz.
Fig. 10. Lithurgus chrysurus Fonsc.
Fig. 11. Megachile (Chalicodoma) muraria Retz.
Fig. 12. Megachile centuncularis L.
Fig. 13. Anthidium oblongatum Latr.

Bemerkungen zur Topographie und Anatomie der Leuchtorgane von Luciola chinensis L.

(Fauna et Anatomia ceylanica, Nr. 7.)

Von

R. Vogel (Tübingen).

Mit Tafel 15.

Die von Herrn Prof. L. Plate auf Ceylon konservierten, mir zur Bearbeitung der Leuchtorgane überlassenen Leuchtkäfer gehören der Spezies Luciola chinensis L. an. Die Bestimmung der Art verdanke ich Herrn Dr. H. Lindner, Assistent der Naturaliensammlung in Stuttgart. Beide Geschlechter sind geflügelt.

Topographie der Leuchtorgane.

Das Männchen von Luciola chinensis hat am 6. und 7. Abdominalsegment je eine, die ganze Ventralseite des betreffenden Segmentes einnehmende Leuchtplatte. Es sind diese beiden Segmente bei Luciola chinensis sowohl wie bei der bekannteren Luciola italica die beiden letzten, von der Bauchseite her sichtbaren. So kommt es, daß manche Literaturangaben nicht ganz korrekt dahin lauten, die Leuchtorgane befänden sich an den beiden letzten Segmenten schlechthin. In Wirklichkeit sind diese in das Innere des Körpers eingezogen und von außen nicht sichtbar. Andere Autoren zählen bei Angabe der Lage der Leuchtorgane die Segmente von vorn, übersehen dabei aber das erste, von der Ventralseite nicht, von der Dorsalseite sehr wohl sichtbare Segment. So gibt C. Emery als Sitz der Leuchtplatten des ♂ von Luciola italica das 5. und 6. Segment an, es ist jedoch in Wirklichkeit das 6. und 7., wie bei Luciola chinensis. Das 1. Abdominalsegment ist bei den geflügelten Geschlechtstieren der Lampyriden ganz allgemein nur von der Dorsalseite her zu erkennen, ventral ist es vom Metathorax und den Coxen der

Hinterbeine bedeckt. Ich habe diese Verhältnisse in einer frühern Arbeit bei Lampyris noctiluca eingehender untersucht und habe mich davon überzeugt, daß das dort Gesagte auch für andere geflügelte Lampyriden, für die Imagines zahlreicher anderer Käfer (Näheres s. A. Berlese, „Gli Insetti“ I p. 266—269) und auch für viele andere Insekten, z. B. auch für die allbekannte Periplaneta orientalis gilt. Leider hat ein neuerer Untersucher der Lampyridenleuchtorgane, E. Geipel, dem meine diesbezügliche Mitteilung bekannt war, in seinen topographischen Angaben die teilweise Reduktion des 1. Abdominalsegmentes nicht berücksichtigt.

Das Weibchen von Luciola chinensis besitzt nur eine Leuchtplatte auf der Ventralseite des 6. Abdominalsegmentes. Sie entspricht den beiden in der Mittellinie nicht ganz zusammenstoßenden Leuchtplatten von Luciola italica, welche ebenfalls im 6. Abdominalsegment (nach Emery im 5. Abdominalsegment) gelegen sind.

Es sei mir gestattet, an dieser Stelle einige allgemeine Bemerkungen über die Topographie der Leuchtorgane der Geschlechtstiere der Lampyriden hinzuzufügen. Nach meinen bisherigen, wegen Unvollständigkeit des Untersuchungsmateriales noch nicht abgeschlossenen Untersuchungen besitzen die Männchen der Lampyriden ganz allgemein im 6. und 7. Abdominalsegment Leuchtplatten, sofern nicht deren gänzliche Rückbildung eingetreten ist. Für letzteren Fall habe ich bisher nur ein Beispiel, das von Lampyris noctiluca, ermitteln können. Bei den Weibchen hat meistens nur das 6. Abdominalsegment eine ventrale Leuchtplatte. Bei einigen Arten findet sich jedoch gleichzeitig noch am 7. Abdominalsegment eine Leuchtplatte, so beispielsweise bei den ungeflügelten Weibchen von Lampyris noctiluca. Auch bei Photinus marginellatus besitzt das geflügelte Weibchen nach E. Geipel zwei Leuchtplatten, die jedoch erheblich kleiner sind als beim Männchen dieser Art. Geipel gibt als Sitz dieser Leuchtorgane das 5. und 6. Segment an. Unter Berücksichtigung des früher über das 1. Abdominalsegment Gesagte ist jedoch wahrscheinlich, daß es sich auch hier um das 6. und 7. Segment handelt.

Auf Grund der angeführten Tatsachen könnte man annehmen, daß ursprünglich beiden Geschlechtern im 6. und 7. Abdominalsegment Leuchtplatten zukamen. Während diese bei den Männchen fast ganz allgemein erhalten blieben, erfuhr bei den

Weibchen die Platte des 7. Abdominalsegmentes in der Regel eine vollständige Rückbildung, die des 6. Segmentes bisweilen eine Aufspaltung in zwei kleinere. Bei Lampyris noctiluca ♀ zeigt ausnahmsweise die Leuchtplatte des 7. Segmentes eine hohe Ausbildung, die wohl als Kompensation für den vollständigen Verlust der Flügel zu betrachten ist.

Außer den Leuchtplatten findet man bei den Geschlechtstieren in selteneren Fällen noch kleine knollenförmige Leuchtorgane vor. Bei den Männchen und Weibchen von Lampyris noctiluca z. B. liegen diese Organe im 8. Abdominalsegment. Während die Leuchtplatten der Geschlechtstiere wohl stets postembryonal während des Puppenstadiums aus dem der Hypodermis anliegenden Fettkörper gebildet werden, wie ich für Lampyris noctiluca genauer nachgewiesen habe, werden die kleineren knollenförmigen Organe bereits embryonal angelegt. Sie sind bei den Larven in voller Funktion und werden entweder funktionstüchtig (z. B. bei Lampyris noctiluca ♀) mit in den Imagozustand übernommen oder unterliegen während des Puppenstadiums einer Rückbildung [z. B. bei Phausis (Lampyris) splendidula ♂].

Außer den Geschlechtstieren von Luciola chinensis wurden von Herrn Prof. Plate auch noch eine Anzahl Larven von Leuchtkäfern konserviert, die wahrscheinlich zur gleichen Art gehören. Sie besitzen einen ähnlichen Bau wie die Larven von Lampyris noctiluca, insbesondere sind ihre Mandibeln wie bei jenen von einem Chitinkanal durchzogen, welcher zur Einspritzung des giftigen Darmsekretes bei der Jagd der Larven auf ihre aus Schnecken bestehende Beutetiere dient. Unterschiede gegenüber den Larven von Lampyris noctiluca bestehen unter anderem in der Färbung des Körpers und in der Zahl und Anordnung der großen Tastborsten auf den Abdominalsternen. Die Zahl dieser Tastborsten ist bei den Larven von Ceylon erheblich größer als bei denen von Lampyris noctiluca. Alle Ceylon-Larven besaßen paarige kleine, unter den Pleuren des 8. Abdominalsegmentes gelegene Leuchtknollen wie unsere einheimische noctiluca-Larve.

Bau der Leuchtorgane.

Der Bau der Leuchtplatten ist in beiden Geschlechtern gleich, er stimmt im allgemeinen mit dem Bau der Leuchtplatten anderer Lampyriden überein und schließt sich in den feineren

Verhältnissen eng an Luciola italica an, wie ich aus EMERYS Untersuchungen an dieser Art ersehe. Die Leuchtorgane der Geschlechtstiere von Luciola chinensis bilden gekrümmte Platten (Taf. 15, Fig. 1 *L. Pl.*), welche der dünnen durchsichtigen Haut (Hypodermis + Cuticula) dicht anliegen und aus den typischen zwei Zellschichten zusammengesetzt sind (Taf. 15, Fig. 1 *U. S.* und *P. S.*). Die ventrale Schicht besteht aus großen polyedrischen ‚Leucht- oder Parenchymzellen“ (Taf. 15, Fig. 2 *L. Z.*), sie wird dorsal oder lateral von der ebenso mächtigen, wegen ihres Reichtums an kristallinischen Körnchen (nach KÖLLIKER harnsaures Ammoniak) als Reflektor gedeuteten „Uratschicht“ bedeckt (Taf. 15, Fig. 2 *U. S.*). Von der Dorsalseite dringen zahlreiche Tracheen und Nerven in die Leuchtorgane ein. Nach Auflösung in zahlreiche kleinere Stämmchen innerhalb der Dorsalschicht treten die peripheren Stämmchen der Tracheen schließlich annähernd senkrecht in die Leuchtzellenschicht ein und durchsetzen diese ganz oder nur teilweise wie bei Luciola italica. Ich möchte diese Tracheenästchen, die von E. GEIPEL in gleicher Ausbildung bei Photinus margenillatus beschrieben wurden, mit diesem Untersucher „Dorsoventraltracheen“ nennen (vgl. Taf. 15, Fig. 2). Wie man auf Flachschnitten (Frontalschnitten) durch die Leuchtschicht erkennt, sind die Leuchtzellen (Taf. 15, Fig. 3 *L. Z.*) ähnlich wie bei Photinus radiär um die Dorsoventraltracheen (Taf. 15, Fig. 3 *Tr.*) angeordnet, zwischen den so entstehenden Rosetten befinden sich vereinzelt Schaltzellen. EMERY hat die Grenzen der Leuchtzellen bei Luciola italica offenbar nicht gesehen. Bei meinem Sublimatmaterial von L. chinensis treten ihre Grenzen nach Färbung mit Hämatoxylin (nach DELAFIELD u. P. MAYER) stets deutlich hervor. Auch BERLESE gibt in Fig. 844 u. 845 seines Insektenwerkes bei Luciola italica deutliche Zellgrenzen an, so daß EMERYS Darstellung wohl als irrig anzusehen ist.

Wie man weiter an Flachschnitten erkennt, ist das Epithel der Dorsoventraltracheen (Taf. 15, Fig. 3 *Tr.*) stellenweise sehr flach und sternförmig zwischen den Leuchtzellen ausgebreitet. Es lassen sich meist vier bis sechs radiär angeordnete Fortsätze (Taf. 15, Fig. 3 *Tr. E. Z.*) und an deren Basis, um die Trachee gruppiert, meist ebenso viel Kerne (Taf. 15, Fig. 3 *Tr. E. Z. K.*), die erheblich kleiner sind als die der Leuchtzellen (Taf. 15, Fig. 3 *L. Z. K.*), unterscheiden. Zellgrenzen sind hier nicht immer leicht nachzuweisen. C. EMERY hält die entsprechenden Bildungen von Luciola italica sogar allgemein für Synzytien. Für Luciola

chinensis gilt letzteres sicher nicht allgemein. In den nahe der Uratschicht gelegenen Tracheenendzellkomplexen ließen sich meist deutlich Zellgrenzen unterscheiden. Darin stimme ich Emerys Auffassung vollkommen zu, daß die in Rede stehenden sternförmigen Bildungen den Tracheenendzellen von Phausis (Lampyris, Lamprorhiza) splendidula entsprechen. Das, was bei dieser Art durch eine große Zelle, die Tracheenendzelle, bewirkt wird, übernimmt bei Luciola eine Anzahl kleinerer Zellen.

Aus den Dorsoventraltracheen entspringen unter etwa 90° feinste seitliche Ästchen, welche bald nach ihrem Ursprung ihre inneren Chitinverstärkungen verlieren und dann glattwandig als Tracheenkapillaren in die sternförmig gruppierten Fortsätze der Tracheenendzellen eindringen. Die Enden der Fortsätze der letzteren biegen ventralwärts annähernd rechtwinklig um und dringen immer zwischen je zwei oder drei Leuchtzellen ein. Auf dünnen Flachschnitten sieht man diese umgebogenen Enden der Fortsätze natürlich im Querschnitt und isoliert. Fig. 4 auf Taf. 15 stellt sechs solcher zwischen den Leuchtzellen eindringende zylindrische Fortsätze (*Tr. E. Z. F.*) dar. Nahe ihrer Achse verläuft die feine Tracheenkapillare (*Tr. Ka.*), deren Durchmesser etwa 0,5—0,7 μ beträgt. Die Tracheenkapillaren berühren die Leuchtzellen also nicht frei, sondern durch Vermittlung des Plasmas der Ausläufer der Tracheenendzellen. Der Inhalt der Tracheenendzellen ist sehr dicht und feinkörnig und färbt sich intensiv mit Eosin. In den umgebogenen Enden der Fortsätze zeigt die Wandung unter einer äußerst feinen Grenzmembran radiär angeordnete Stäbchen oder Körnchen, die sich mit Eosin intensiv färben (s. Taf. 15, Fig. 3 und 4). Anastomosen der Tracheenkapillaren konnte ich nicht nachweisen. Emery bestreitet solche für Luciola italica ganz entschieden.

Die Leuchtzellen enthalten zahlreiche, unregelmäßig rundlich geformte Granula von ca. 1,0—1,5 μ Durchmesser (Taf. 15, Fig. 4 *Gr.*). Sie lassen sich mit Eosin färben; bei Heidenhain-Eisenhämatoxylin-Färbung behalten sie auch nach stärkster Differenzierung einen dunkelblauen Ton bei. Bemerkenswert ist, daß die Körnchen dichter um die Tracheenendzellen, besonders um deren distale zylindrische Ausläufer gehäuft sind, welche sie oft gänzlich einhüllen (Taf. 15, Fig. 4 *Gr.*). Daß sie in inniger Beziehung zum Leuchtvorgang stehen, ist wohl anzunehmen. In der Uratschicht vermißt man derartige Körnchen vollkommen.

Außer Tracheen treten mehrere Nervenstämme in die Uratschicht der Leuchtplatten ein. Sie verzweigen sich vielfach in

letzterer Schicht und treten dann an die Tracheenverästelungen heran. Auf ein Studium der Nervenendigungen mußte ich verzichten, da dazu eine andere Fixierung erforderlich gewesen wäre.

Literatur.

Ich führe nur die beiden Arbeiten an, auf welche in dieser Mitteilung öfter Bezug genommen wurde:

1. Emery, C., Untersuchungen über Luciola italica L. Zeitschr. f. wiss. Zoologie 1884, Bd. XL.
2. Geipel, E., Beiträge zur Anatomie der Leuchtorgane tropischer Käfer. Ebenda 1915, Bd. CXII.
3. Vogel, R., Zur Topographie und Entwicklungsgeschichte der Leuchtorgane von Lampyris noctiluca. Zool. Anz., Bd. XLI, 1913.

Im übrigen verweise ich auf das Literaturverzeichnis von Geipel und auf das ältere ausführliche von E. Mangold in H. Wintersteins Handbuch der vergleichenden Physiologie (1914), Bd. III: „Die Produktion von Licht".

Tafelerklärung.

Tafel 15.

Fig. 1. Querschnitt durch das 6. Segment von Luciola chinensis ♀, soll die Lage der Leuchtplatte und deren Zusammensetzung aus zwei Schichten zeigen. Vergr.: 28:1, Abbescher Zeich.-App. *d* dorsal, *v* ventral, *L.Pl.* Leuchtplatte, *P.S.* Parenchym- oder Leuchtschicht, *U.S.* Uratschicht.

Fig. 2. Querschnitt (5 μ) durch das Leuchtorgan von Luciola chinensis ♀. Fix. Subl. Färb. Eosin-Hämatoxylin (Delafield). Vergr.: 420 : 1, Abbescher Zeich.-App. *D* dorsal, *V* ventral, *Cu.* Cuticula, *Hyp.* Hypodermis, *L.Z.* Leuchtzelle, *L.Z.S.* Leuchtzellenschicht, *N* Nerv, *Tr.* Trachee, *Tr.E.Z.* Tracheenendzelle, *U.S.* Uratschicht, *U.Z.* Uratzelle.

Fig. 3. Frontal-(Flach-)schnitt durch eine Leuchtplatte von Luciola chinensis ♂. Schnittdicke 5 μ. Fix. Subl. Färb. Eosin-Hämatoxylin. Vergr.: 530 : 1, Abbescher Zeich.-App. *L.Z.* Leuchtzelle, *L.Z.K.* Kern der Leuchtzelle, *Tr.* Trachee, *Tr.E.Z.* Tracheenendzelle, *Tr.E.Z.K.* Kern der Tracheenendzelle.

Fig. 4. Flachschnitt (5 μ) durch die Leuchtzellschicht, um die Fortsätze der Tracheenendzellen zu zeigen. Fix. Subl. Färb. Eosin-Hämatoxylin (Delafield). Vergr.: 940 : 1, Abbescher Zeich.-App. *Gr.* Granula, *L.Z.* Leuchtzelle, *Tr.* Trachee, *Tr.Ka.* Tracheenkapillare, *Tr.E.Z.F.* Tracheenendzellfortsatz.



Fig. 1. Weißer Nackthund. ♀ 21.

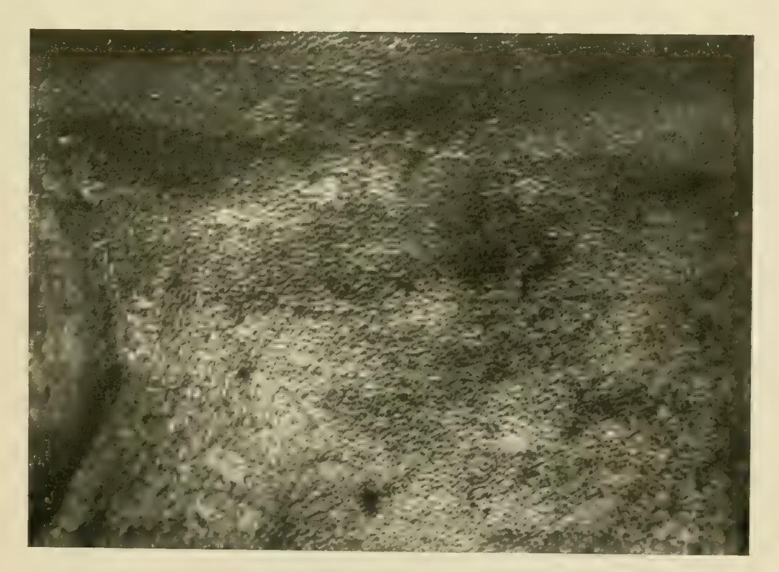


Fig. 2. Haut von ♀ 13. †.

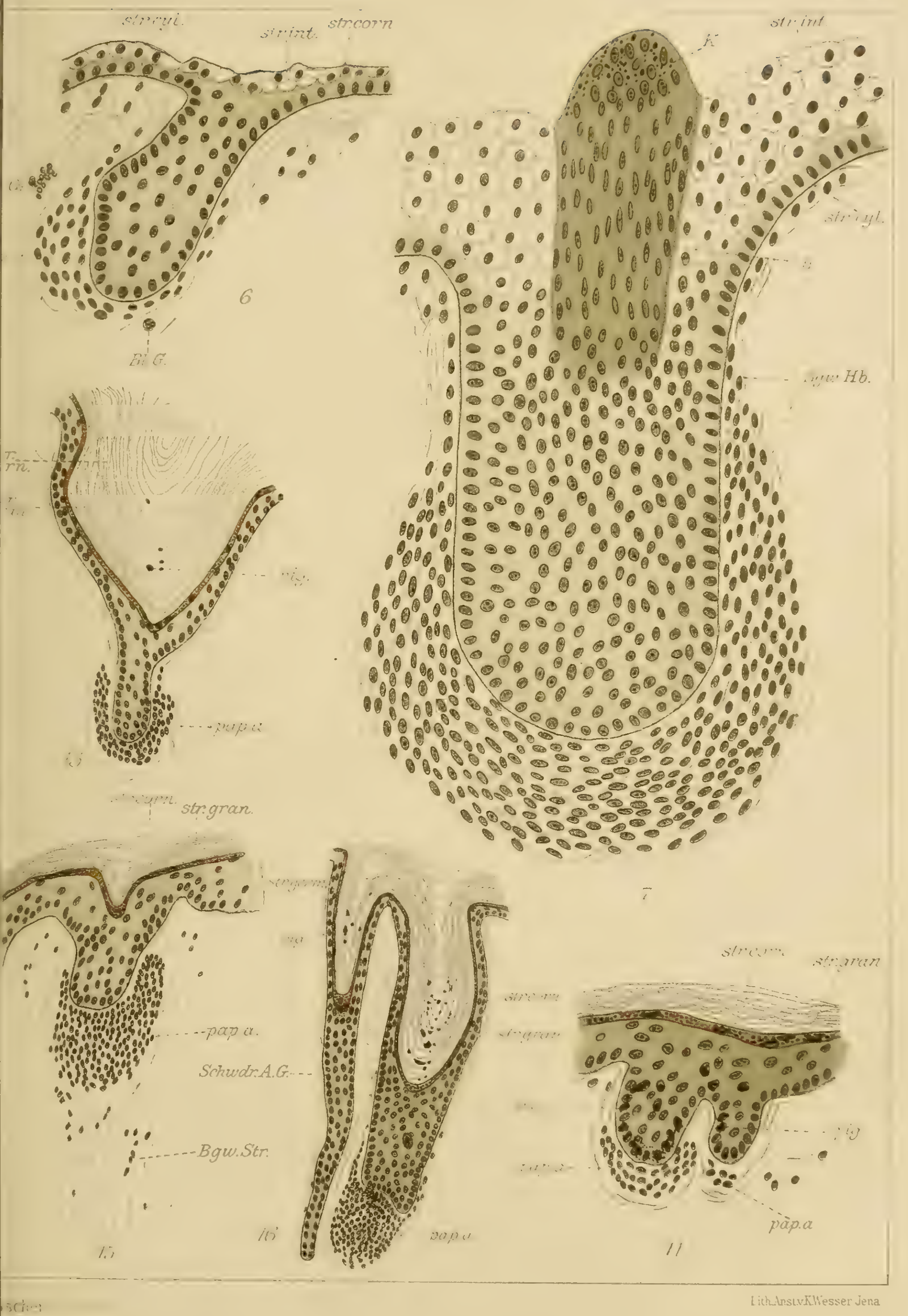






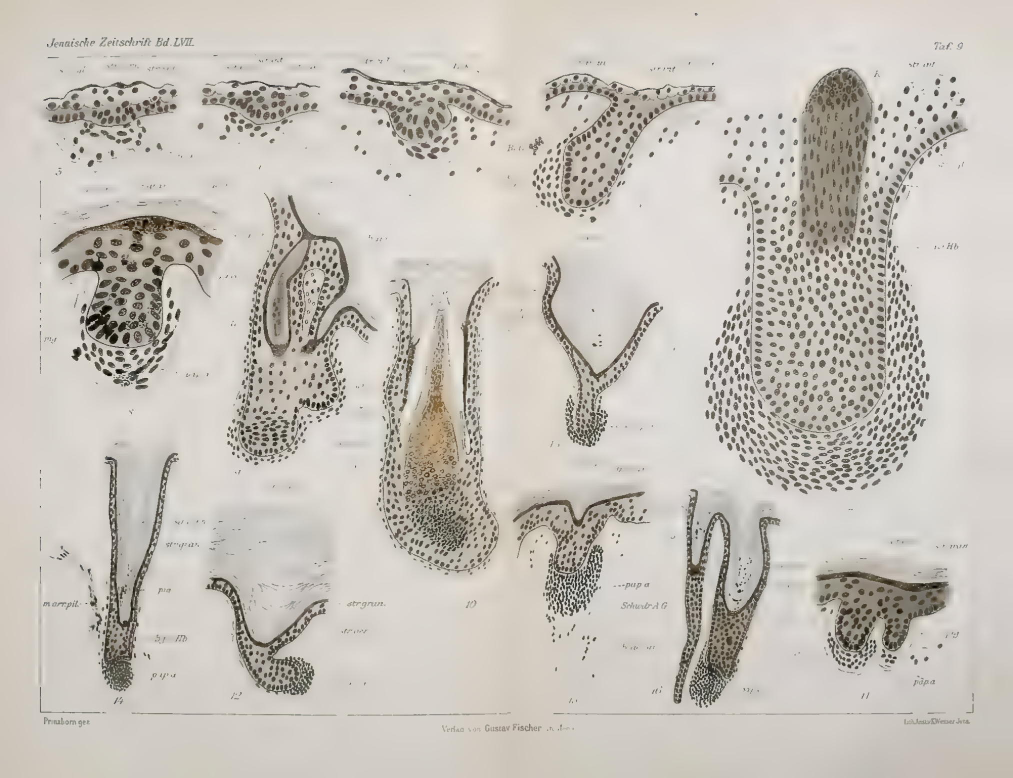
Prinzhorn gez.

Verlag von Gust



Lith.Anst.v.K.Wesser Jena

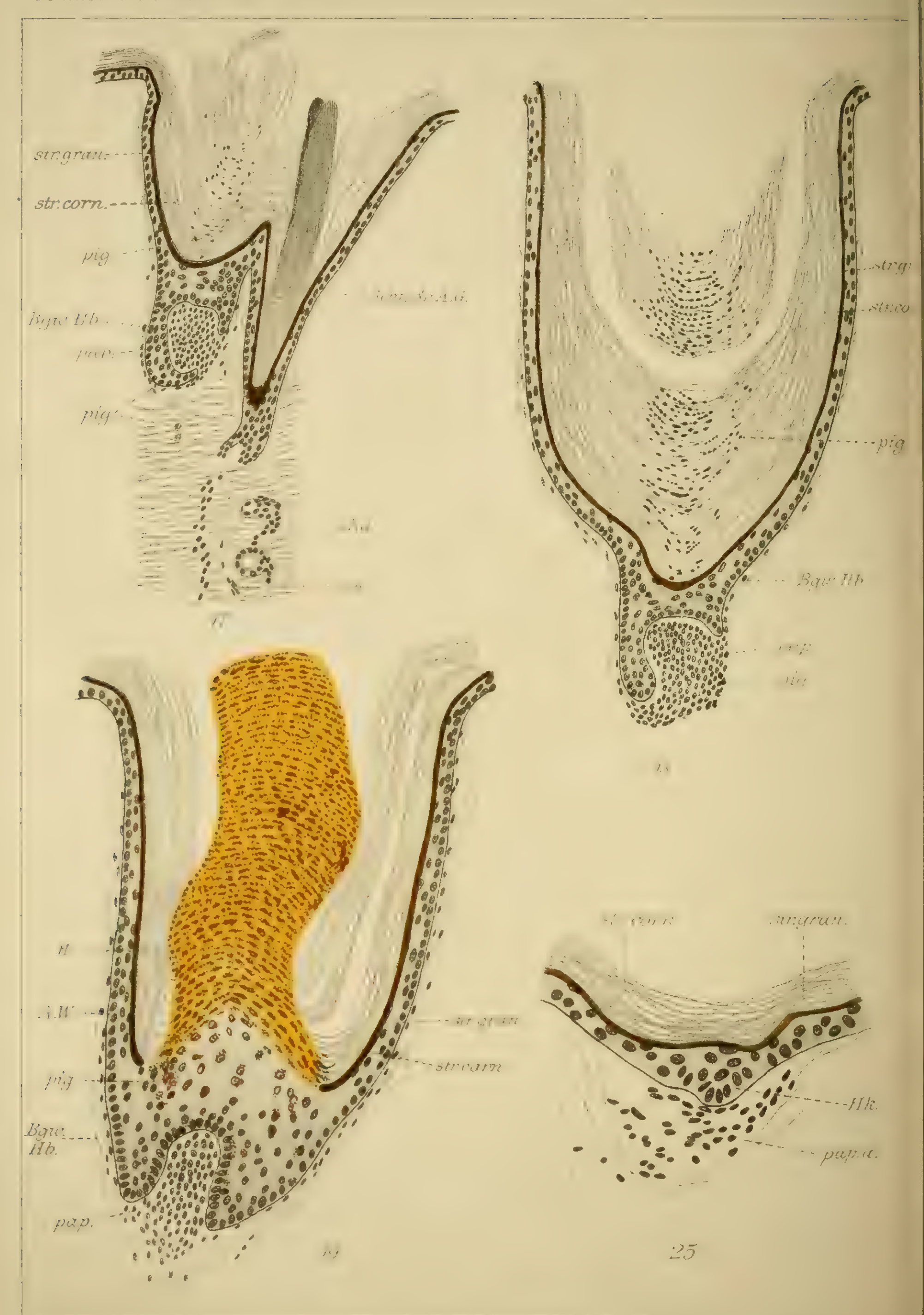




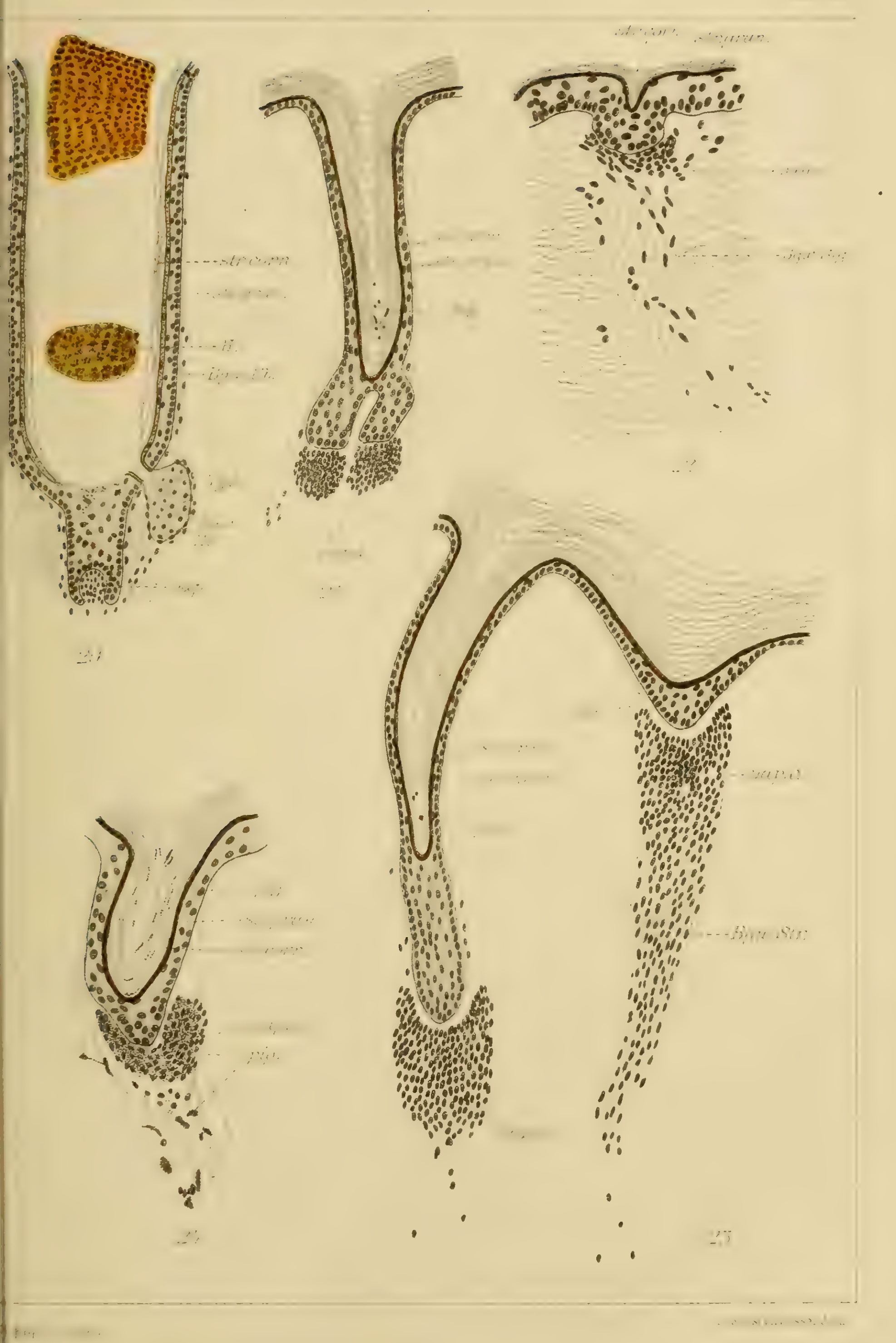
Prinzborn gez.
Verlag von Gustav Fischer in Jena.
Lith.Anst.v.E.Wesser Jena.



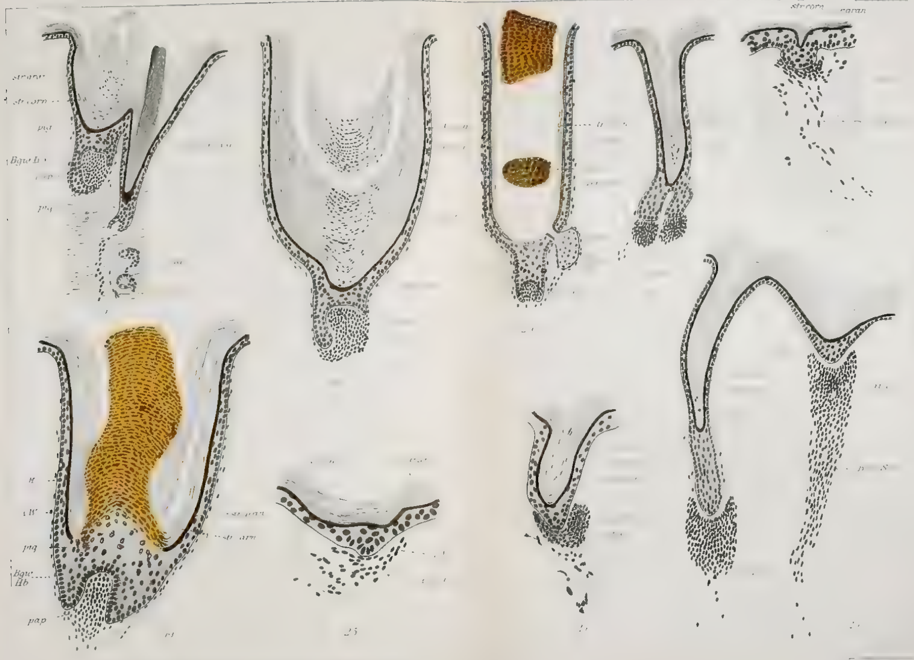




str.gran.
str.corn.
pig
Bgw. Hb.
pap.
pig
strg.
strco
pig
Bgw. Hb.
H
A.W
pig
Bgw. Hb.
pap.
str.corn
str.gran.
Hk.
pap.a.
25







Prinzhorn g.
Verlag von Gustav Fischer in Jena

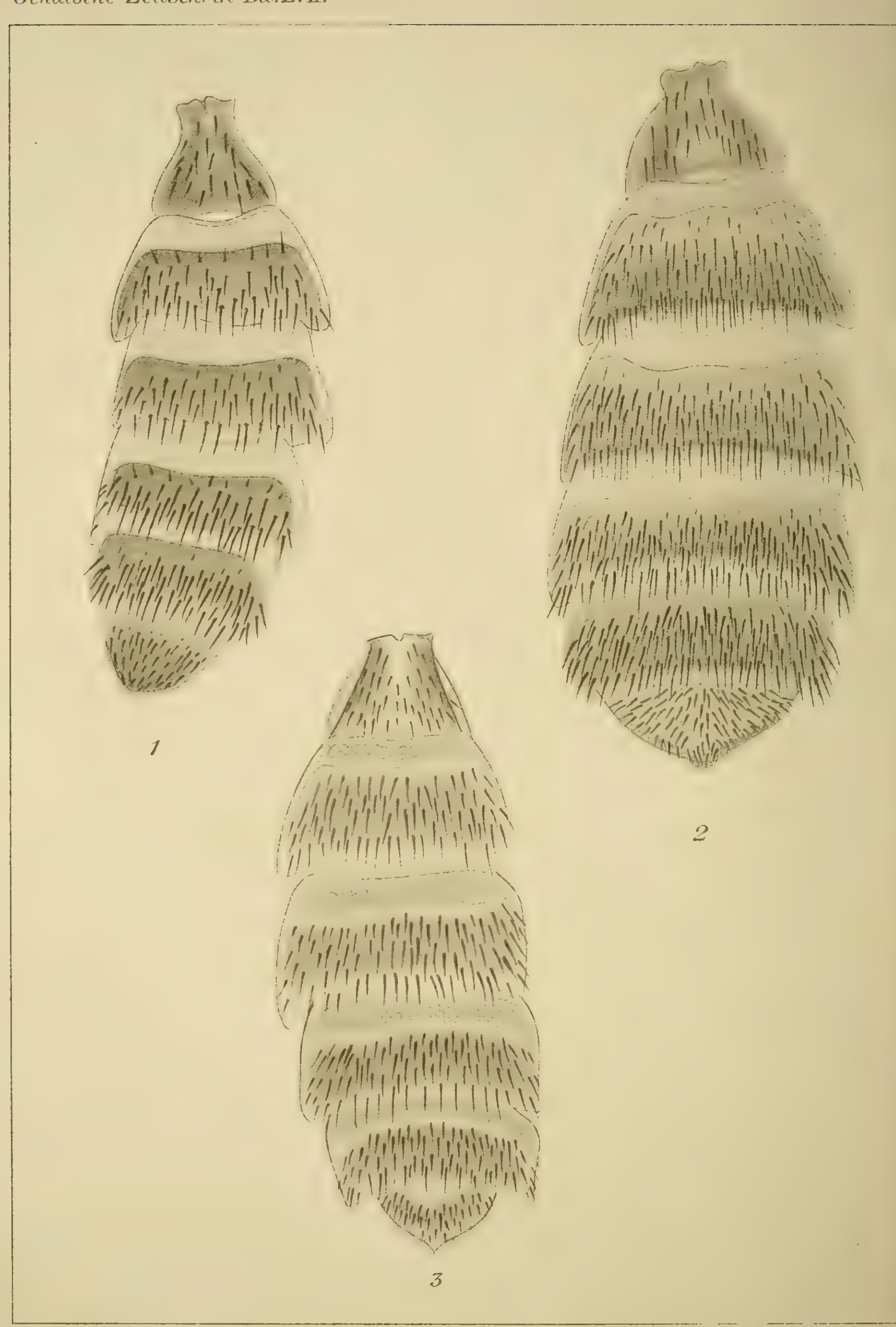




W. J. Schmidt gez.
Verlag von Gustav Fischer in Jena.
Lith. Anst. v. K. Wesser, Jena.

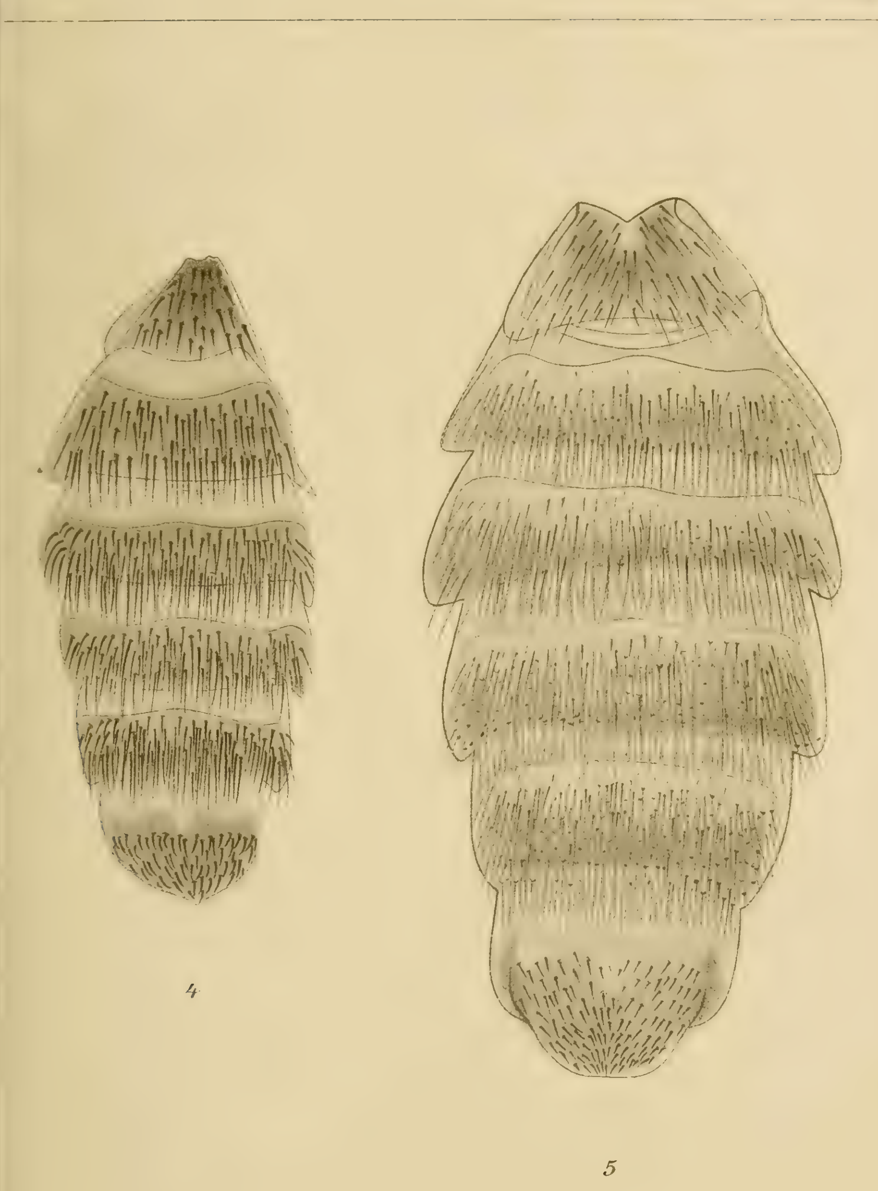






R. Meyer gez.

Verlag von Gus



ischer in Jena.

Lith.Anst.v.K.Wesser, Jena



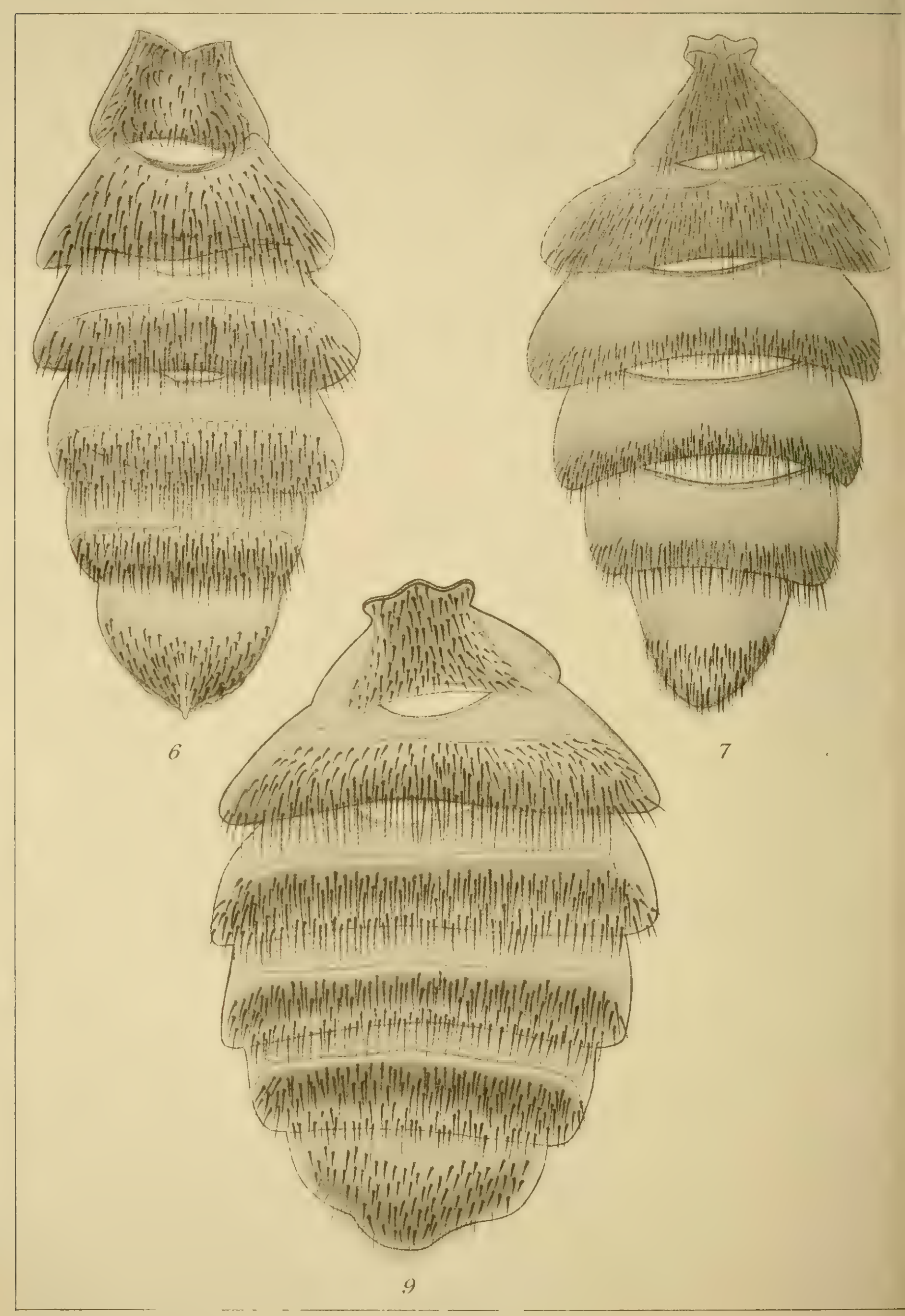


R. Meyer gez.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

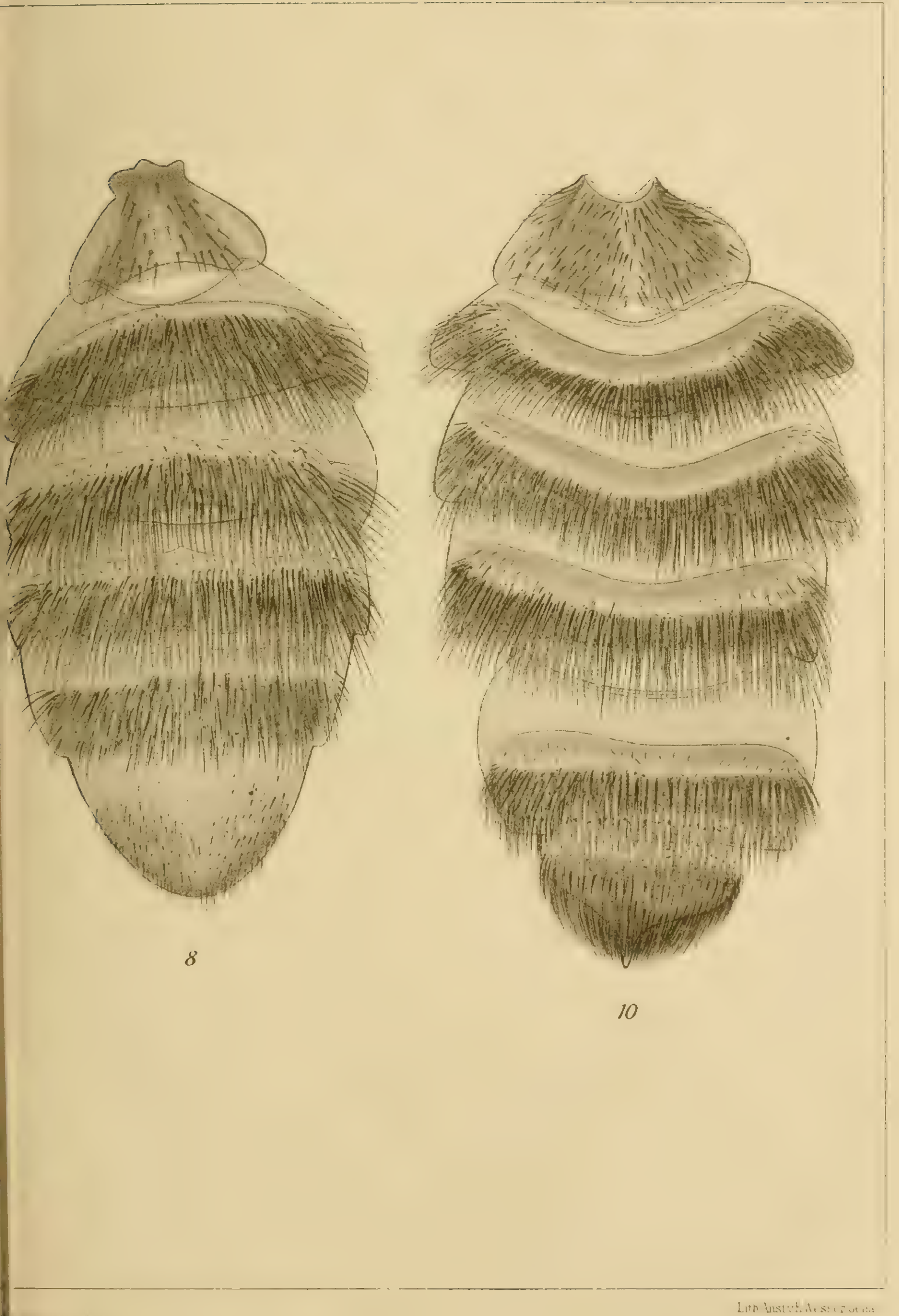






R. Meyer gez.

Verlag von Gust



8

10

...cher in Jena

Lith Anst v. A. Giltsch, Jena

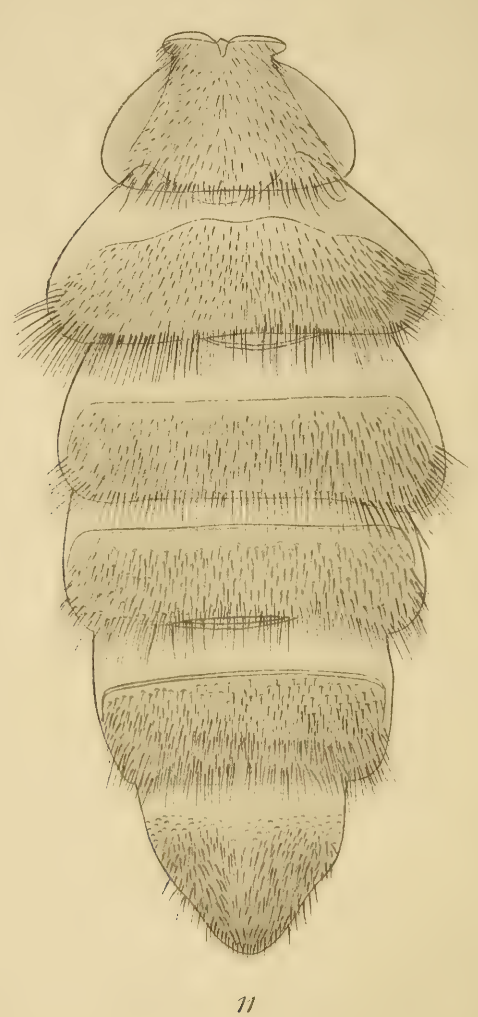




P. Meyer gez.
Verlag von Gustav Fischer in Jena
Lith. Anst. v. E. Giltsch, Jena



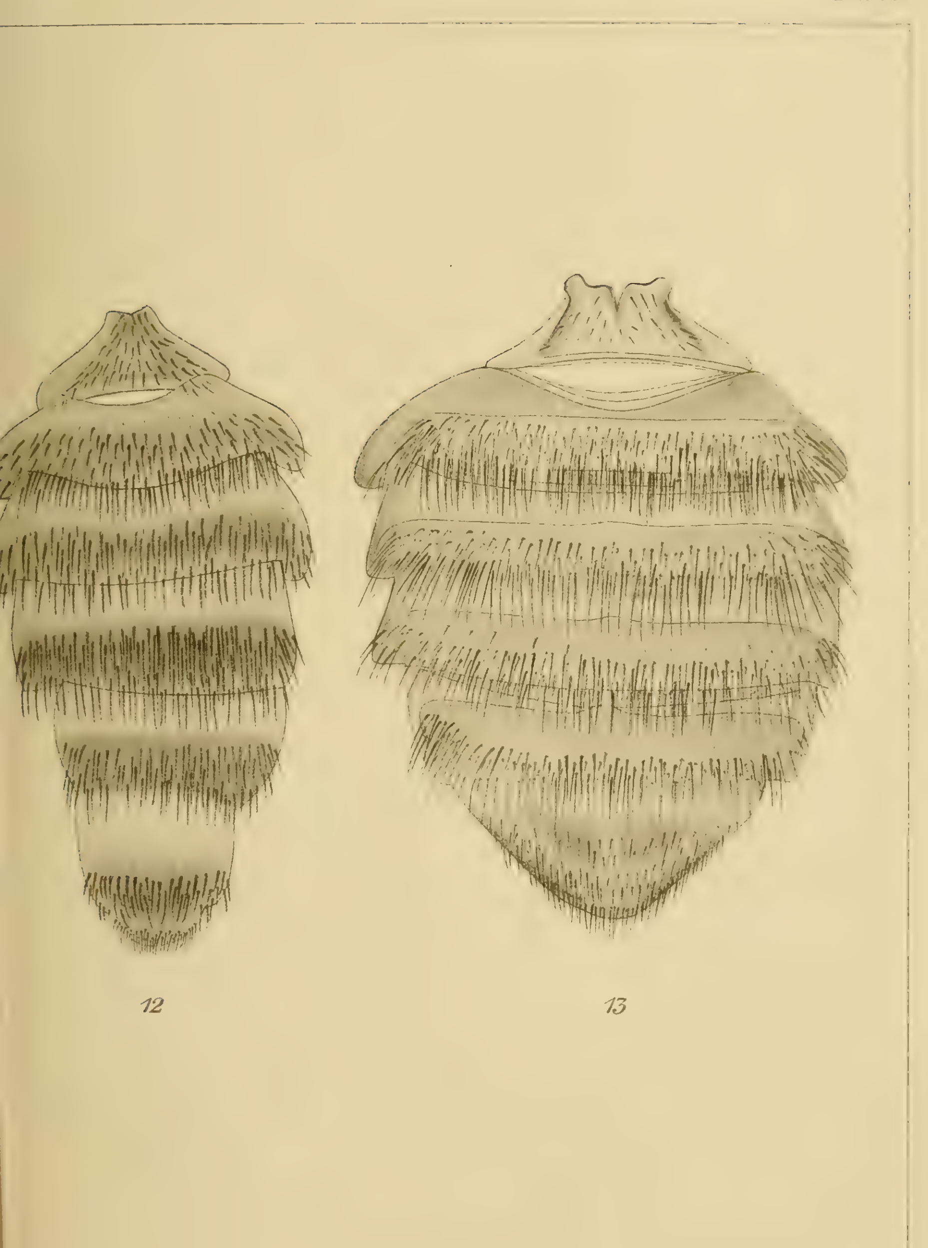




11

R. Meyer gez.

Verlag von Gus

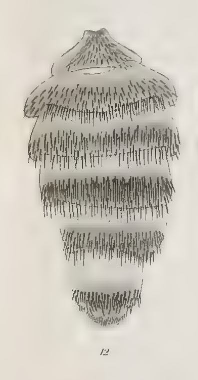


…her in Jena.

Lith.Anst.v.K.Wesser, Jena.




11

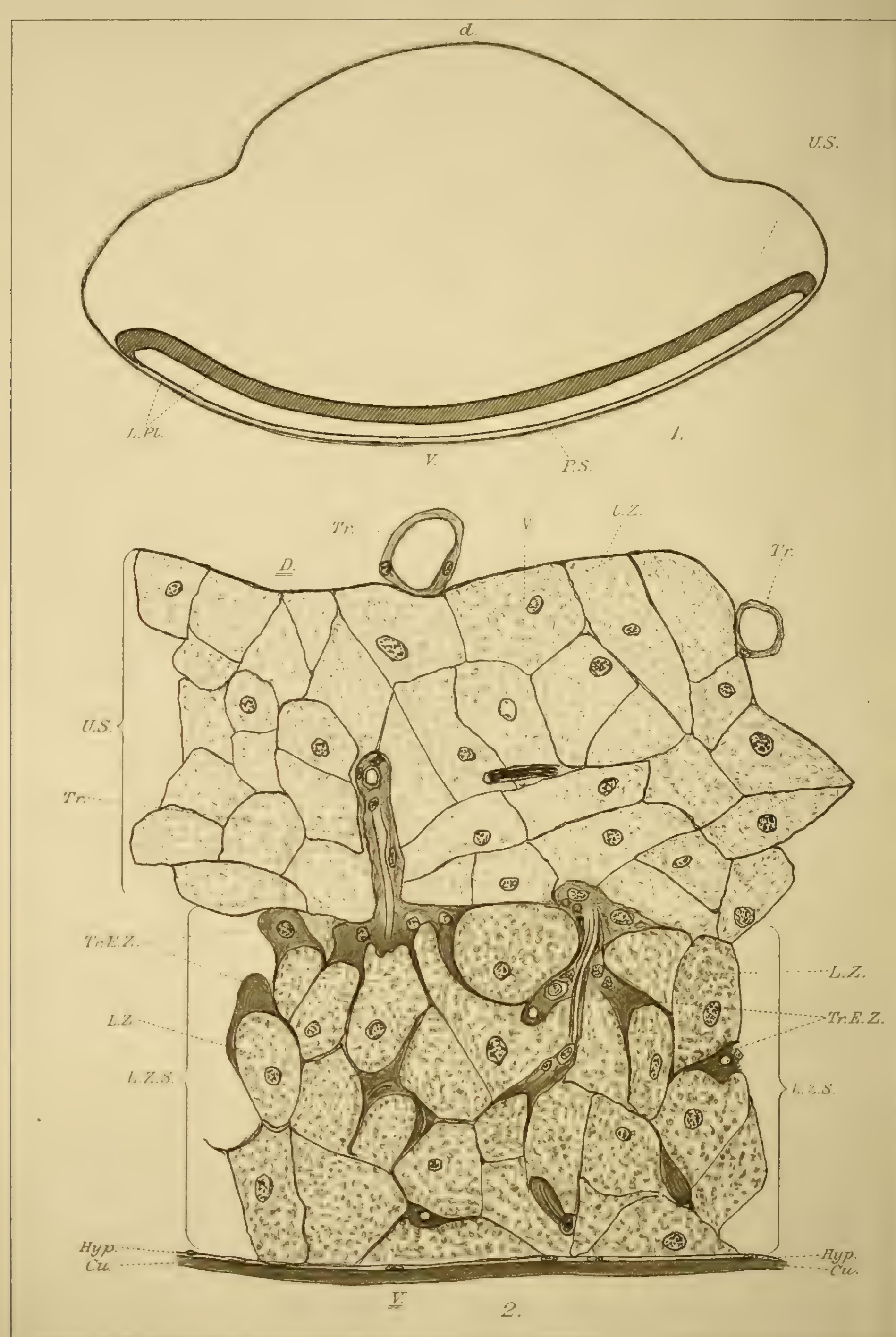

12


13

R. Meyer gez.
Verlag von Gustav Fischer in Jena
Lith. Anst. v. K. Wesser, Jena.







R. Vogel gez.

Verlag von Gu

Tr.E.Z.K.

L.Z.K.

Tr.E.Z.

Tr.

Tr.E.Z.

Tr.E.Z.K.

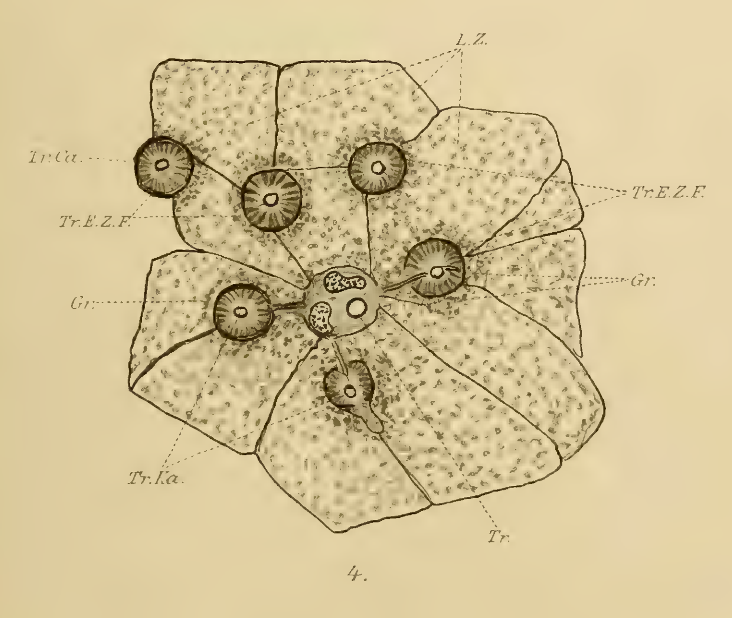
Tr.E.Z.K.

Tr.

Tr.E.Z.

L.Z.

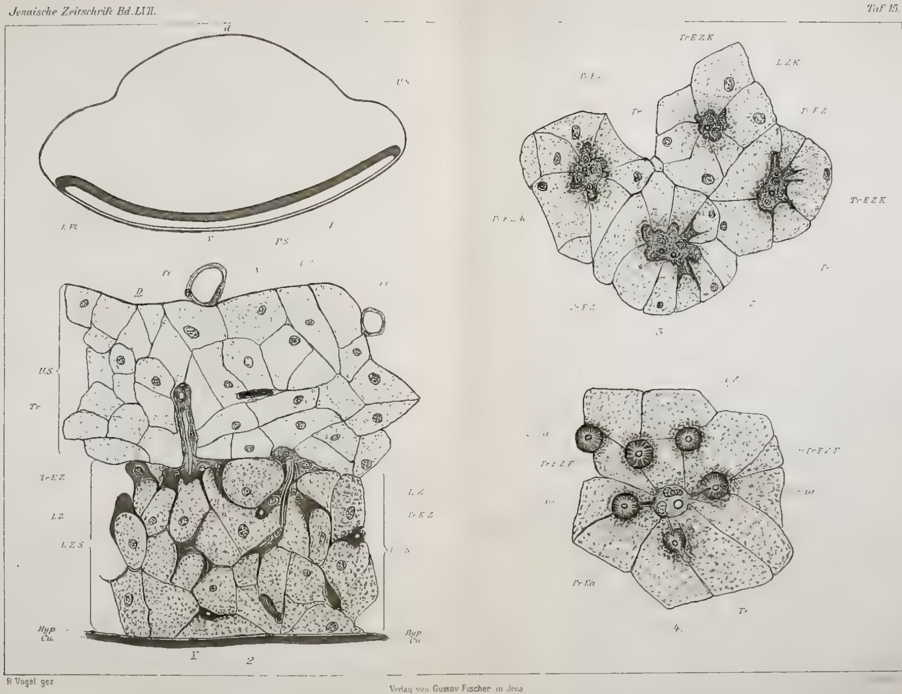
3.



4.

Fischer in Jena





US
PS
D
US
Tr
TrEZ
LZ
LZS
Hyp
Cu
LZ
TrEZ
Hyp
Cu
2
TrEZK
LZK
TrEZK
3
TrEZF
PrKa
Tr
4.



JENAISCHE ZEITSCHRIFT FÜR NATURWISSENSCHAFT

HERAUSGEGEBEN VON DER

MEDIZINISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN GESELLSCHAFT ZU JENA

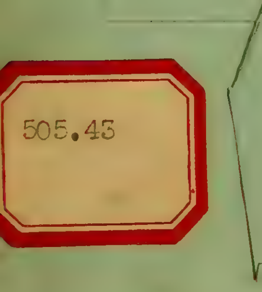
SIEBENUNDFÜNFZIGSTER BAND

NEUE FOLGE, FÜNFZIGSTER BAND

ERSTES HEFT

MIT 25 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 7 TAFELN

Inhalt:





JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1920

Zusendungen an die Redaktion erbittet man durch die Verlagsbuchhandlung

Ausgegeben am 17. Dezember 1920.

Aus dem Vorwort.

Das vorliegende Werk wurde kurz vor dem Kriege vollendet. Die Aufnahme war so günstig, daß der erste Band schon während des Krieges vergriffen war. Leider konnte die zweite Auflage, weil das deutsche Verlagsgeschäft mit außerordentlichen Schwierigkeiten zu kämpfen hat, nicht sofort erscheinen, so daß das vollständige Werk längere Zeit im Buchhandel fehlte.

Die zweite Auflage stellt sich nicht nur als eine vermehrte, sondern, zumal in einem Punkte, als eine ganz wesentlich verbesserte dar. Da es nämlich dem einzelnen nicht wohl möglich ist, auf allen Gebieten gleich gründliche Vorarbeiten zu machen, haben sich mir dieses Mal einige hervorragende Forscher zugesellt. Insbesondere bin ich den Herren Geh. Hofrat Prof. Dr. E. Wiedemann (Erlangen), Prof. Dr. E. v. Lippmann (Halle a. S.) und Prof. Dr. J. Würschmidt (Erlangen) zu großem Dank verpflichtet. Ich empfing von den Genannten nicht nur zahlreiche Anregungen; sie haben auch die Korrektur des Satzes bis in alle Einzelheiten überwacht.

Nicht nur dem Historiker, sondern auch dem Fachmanne, der ein Einzelgebiet bearbeitet, dem Lehrenden, dem Techniker, dem Arzte, dem Studierenden und jedem, der sich für die Naturwissenschaften lebhafter interessiert, dürfte damit gedient sein, ein Werk zu besitzen, das einen Gedanken zu verwirklichen sucht, dem der Altmeister der historischen Forschung, Leopold v. Ranke, im fünften Bande seiner deutschen Geschichte Ausdruck verleiht. Ranke schreibt dort, es müsse ein herrliches Werk sein, einmal die Teilnahme, welche die Deutschen an der Fortbildung der Wissenschaften genommen, im Rahmen der europäischen Entwicklung mit gerechter Würdigung darzustellen. „Zu einer allgemeinen Geschichte der Nation“, fügt Ranke hinzu, „wäre ein solches Werk eigentlich unentbehrlich.“ . . . .

Probeseite

weitere Ausbau und die Erschließung neuer Gebiete erfolgte jedoch durch Archimedes. In ihm begegnet uns der genialste Mathematiker des Altertums. Zwischen Aristoteles, dem Hauptrepräsentanten des vorigen Zeitabschnitts, und Archimedes liegt ein Zeitraum von etwa hundert Jahren. Dieser Zeitraum ist geschichtlich dadurch von Bedeutung, daß seit dem Eroberungszuge Alexanders der Orient mit den Völkern des Mittelmeeres in die engste Fühlung kam, während gleichzeitig ein neues Reich, dasjenige der Römer, zunächst das westliche Mittelmeerbecken, später aber die gesamte alte Kulturwelt zu umfassen strebte. Eine ähnliche Expansivkraft entfaltete auf dem Gebiete der Kunst und der Wissenschaft das Griechentum, das überall, im fernen Orient, in Ägypten, in Italien, ja selbst an den Küsten des westlichen Mittelmeeres seine Stützpunkte fand. Griechentum und Römerherrschaft sollten dann im Verlaufe der nächsten Jahrhunderte die Bindemittel abgeben, welche die so verschiedenartigen Völker Südeuropas, Vorderasiens und Nordafrikas bis zu einem gewissen Grade zu einer staatlichen, geistigen und Handelsgemeinschaft verband, einer Gemeinschaft, welche den Boden für die so überraschend schnelle, alles bezwingende Ausbreitung des Christentums bereiten half.

Das Leben und die Bedeutung des Archimedes.

Bevor wir uns mit dem weiteren Ausbau der reinen und der angewandten Mathematik durch Archimedes beschäftigen, wollen wir uns in aller Kürze die bisherige Entwicklung der Mathematik vergegenwärtigen und dann einen Blick auf die Lebensverhältnisse des großen Mathematikers werfen.

Überwog im 4. Jahrhundert v. Chr. noch der philosophierende, auf die Entwicklung von umfassenden Lehrsystemen gerichtete Grundzug des griechischen Geistes, so tritt uns in dem auf Alexander den Großen folgenden Zeitabschnitt mehr die Richtung auf das Empirische und Nützliche, in Verbindung mit einer raschen Entwicklung der Mathematik und einer Beschränkung der Spekulation auf ein bescheideneres Maß, entgegen. Neben den Forderungen des praktischen Lebens (Handel, Vermessungen usw.)

Aus dem Inhaltsverzeichnis.

(Hauptabschnitte.)

In Asien und in Ägypten entstehen die Anfänge der Wissenschaften. — Die Entwicklung der Wissenschaften bei den Griechen bis zum Zeitalter des Aristoteles. — Das aristotelische Zeitalter. — Das alexandrinische Zeitalter. — Die Naturwissenschaften bei den Römern. — Der Ausgang der antiken Wissenschaft. — Der Verfall der Wissenschaften zu Beginn des Mittelalters. — Das arabische Zeitalter. — Die Wissenschaften unter dem Einfluß der christlich-germanischen Kultur. — Das Wiederaufleben der Wissenschaften. — Die Begründung des heliozentrischen Weltsystems. — Die ersten Ansätze zur Neubegründung der anorganischen Naturwissenschaften. — Die ersten Ansätze zur Neubegründung der organischen Naturwissenschaften.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

Das Darmsystem von Cyclophorus ceylanicus.

(Fauna et Anatomia ceylanica, Nr. 5.)

Von

Elisabeth Schneider, Dessau.

Mit Tafel 1—5 und 25 Figuren im Text.

I. Einleitung.

Die Untersuchung des Darmkanales von Cyclophorus ceylanicus wurde mir von Herrn Professor PLATE vorgeschlagen, da die Cyklophoriden noch nicht im Zusammenhang bearbeitet worden sind, und Fräulein CHARLOTTE KRETSCHMAR am hiesigen Institut gerade mit der Untersuchung des Nervensystemes von Cyclophorus ceylanicus beschäftigt war. Die Cyklophoriden gehören nach LANG-HESCHELER (1900) zu den Monotocardiern, und zwar werden sie dort mit den Paludiniden und Cypräiden zur Gruppe der Architänioglossen zusammengefaßt. Jedenfalls sollen sie eine natürliche Überleitung von den Rhipidoglossen zu den Tänioglossen bilden. Aus diesem Grunde und wegen ihres eigenartig gebauten Nervensystems werden sie von BOUVIER (1887) als eine der interessantesten und instruktivsten Familien der Prosobranchier bezeichnet. Doch stellt er auf Grund des Nervensystems schon fest, daß einerseits die Cyklophoriden mit den Paludiniden nahe verwandt sind, während andererseits die Cypräiden sich an den höchst entwickelten Prosobranchiertypus anlehnen. HALLER (1892) und THIELE (1895) fassen dann Cyklophoriden und Paludiniden zu einer Untergruppe der Architänioglossen zusammen, der sie als zweite Untergruppe die Cypräiden gegenüberstellen. Fräulein KRETSCHMAR nun möchte nur Cyklophoriden und Paludiniden zur Gruppe der Architänioglossen zusammenfassen, die Cypräiden aber schon den Tänioglossen zurechnen. — Meine Aufgabe war also, zu untersuchen, ob auch die Darmverhältnisse von Cyclophorus ceylanicus eine solche Gruppierung forderten, und inwiefern sie umgekehrt eine Abstammung der Cyklophoriden von den Rhipidoglossen erkennen

ließen. Hierbei mußten die durch den Übergang zum Landleben und damit zur Ernährung durch höhere Pflanzen bedingten Anpassungen besonders berücksichtigt werden.

Ich beschränkte meine Untersuchungen auf die Art Cyclophorus ceylanicus, da diese in der Dissertation von Fräulein Kretschmar hauptsächlich berücksichtigt worden ist, und verweise hinsichtlich der Literatur über Cyklophoriden auf das dort in der Einleitung Gesagte. Nur einiges, insbesondere auf den Darmkanal der Cyklophoriden bezügliche, möchte ich noch erwähnen. So beschreibt Troschel (1856—1863, S. 67) genau eine Zahnreihe von Cyclophorus aquila Sow, die er auf Taf. IV, Fig. 6 abgebildet hat. Außerdem gibt er auf S. 243 eine Beschreibung von Kiefer und Radula von Cyclophorus involvulus Müller. Amaudrut (1898) schildert auf S. 194 den Vorderteil des Darmkanales von Cyclophorus volvulus und verweist hierzu auf die Fig. 55, 64 und 65. Fig. 55 stellt zugleich die eigenartige Verbindung dar, die die Aorta cephalica bei Cyclophorus volvulus mit der Radulatasche eingeht. Die Erklärung dazu findet sich auf S. 101. Simroth (1896—1907) gibt auf Taf. XXXV, Fig. 6 Amaudruts Fig. 65 wieder, erwähnt auf S. 489 die Verbindung der Aorta cephalica mit der Radulatasche bei den Cyklophoriden und beschreibt auf S. 805 noch kurz die Verhältnisse am Ösophagus der Cyklophoriden, wobei er besonders auf die Schlundtaschen hinweist. Auf S. 474 bezeichnet er die Cyklophoriden als dritte Gruppe der Architänioglossen und ihre Radula als typische Tänioglossenradula. Hescheler (1900, S. 291) erwähnt die dorsalen Bukkaltaschen, die allen Diotocardiern zukommen und sich noch bei einigen Monotocardiern, wie Cyclophorus, erhalten.

Herr Professor Plate war so freundlich, mir für meine Untersuchungen sein auf Ceylon gesammeltes Material an Cyklophoriden zu überlassen. Ich möchte ihm hierfür und für das große Interesse, das er meiner Arbeit entgegenbrachte, vielmals danken.

Die Tiere waren teils in kochendem Wasser getötet und in Alkohol 80 % konserviert worden, teils in Alkohol resp. Alkohol-Eisessig fixiert und in Alkohol 80 % konserviert. Ich untersuchte den Darmkanal von Cyclophorus ceylanicus makroskopisch unter dem Zeissschen Binokular und mikroskopisch in Schnittserien, teilweise auch in Glyzerin. Zum Schneiden legte ich die Objekte entweder in verdünntes Zedernholzöl, um sie dann in Paraffin

überzuführen, oder brachte sie aus Chloroform in Paraffin. Bei Schnitten durch die Radula oder durch den Magen, der oft Sandkörner enthielt, mußte ich den Block vor jedem Schnitt mit Celloidin, in Äther gelöst, bestreichen, um zusammenhängende Schnitte zu bekommen. Gefärbt wurden die Schnitte mit Hämatoxylin Delafield oder Hämalaun, nachgefärbt mit Eosin, Eosinersatz nach Grübler oder van Gieson. Mit Bismarckbraun gefärbte Schnitte ließen die Schleimzellen sowie die Struktur der Speicheldrüsenzellen deutlich hervortreten. — Zu Vorarbeiten benutzte ich Paludina vivipara und Cyclostoma elegans, da die Paludiniden den Cyklophoriden nahestehen als zweite Gruppe der Architänioglossen, die Cyklostomiden als landbewohnende, lungenatmende Form der Tänioglossen. Ich untersuchte sie in der gleichen Weise wie Cyclophorus ceylanicus.

II. Morphologische Übersicht.

Der Darmkanal von Cyclophorus ceylanicus ist am besten zu übersehen, wenn man die Mantelhöhle durch einen Längsschnitt in der Mitte ihrer Decke bis zur Niere hin öffnet, die Niere und die Wand des Eingeweidebruchsacks entfernt und auch die Nackenhaut der Länge nach aufschneidet (Textfig. 1, 2). Um Mitteldarm und Magen freizubekommen, muß man außerdem die Leber abpräparieren.

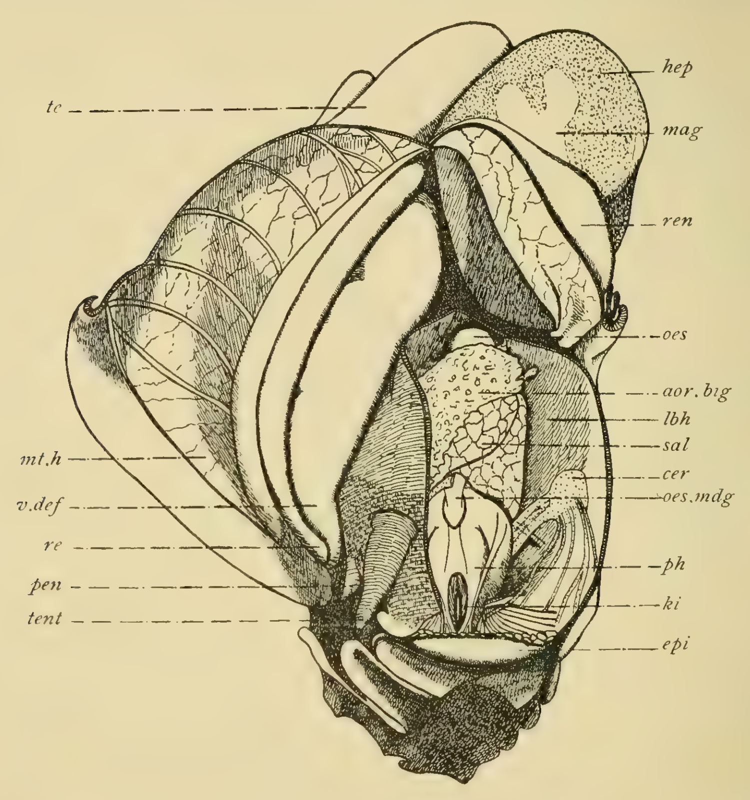
Von vornher führt eine trichterartige Vorhöhle (Textfig. 5, 7 *v.h*) auf die Mundöffnung zu, die als vertikaler Spalt in die Mundhöhle (Textfig. 7 *md.h*) hineinführt. Diese wird durch die Kiefer (Textfig. 7 *ki*) von der Bukkalhöhle (= Pharyngealhöhle) abgetrennt (Textfig. 8 *buc.h*), die von der Wand des Pharynx umschlossen wird.

Der Pharynx (Textfig. 1 *ph*) ist ein länglich rundes muskulöses Gebilde, das durch zahlreiche Muskeln im vordersten Teil der Leibeshöhle (Textfig. 1 *lb.h*) verankert ist. Vorn sitzt er schmal der Mundöffnung an und umschließt die Kiefer (Textfig. 1 *ki*). Weiter nach hinten hin muß er wegen der stark verdickten Muskulatur seiner Wandung als Bulbus bezeichnet werden. Oben in der Mitte lassen die beiderseitigen Muskelmassen Raum zur Einmündung des Ösophagus (Textfig. 1 *oes.mdg*) und der beiden Speicheldrüsen (Textfig. 6 *duc.sal*), deren Hauptausführgänge zu beiden Seiten des Ösophagus ein Stück in der Pharynxwand nach vorn verlaufen.

Unten in der Mitte des Pharynx tritt zwischen den beiderseitigen Muskelmassen die Radulatasche hervor (Textfig. 6 *rad.ta*).

Gleich hinter der Ösophagusmündung legt sich der Schlundring (Textfig. 1 *cer*) um den Pharynx herum.

Unter ihm hinweg ziehen die Speicheldrüsenausführgänge nach hinten, und hier legen sich von rechts und links her die beiden Speicheldrüsen (Textfig. 1, 6 *sal*) über den Ösophagus hinüber, und zwar so, daß die rechte über die linke hinübergreift.



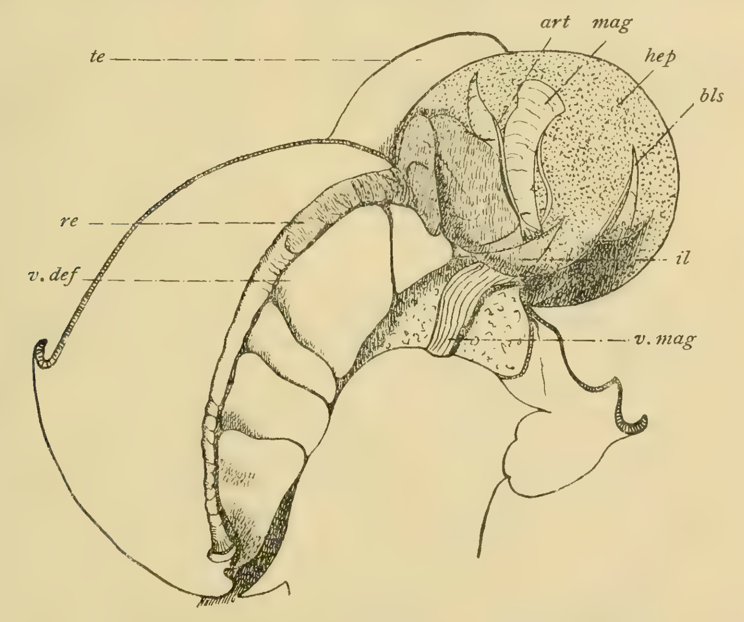
Textfig. 1. Gesamtbild von oben. Schale entfernt. Mantel- und Leibeshöhle durch einen medianen Längsschnitt geöffnet. Oben am Bulbus ansitzende Muskeln abpräpariert. Linkes Cerebralganglion nach links geklappt. Vergr. 5 mal.

Auf der Unterseite stülpt sich auf der Grenze von Ösophagus und Pharynx jederseits eine Schlundtasche (Textfig. 6, Taf. 1, Fig. 2 *sch.ta*) vor. Die Schlundtaschen liegen noch symmetrisch, während Ösophagus, Speicheldrüsen und Aorta cephalica schon stark in die allgemeine Körpertorsion einbezogen worden sind.

Über das Hinterende der Speicheldrüsen hinweg zieht von links hinten her eine dicke lockere Bindegewebsmasse (Textfig. 1, 6, 10 *aor.big*), Sie umschließt die Aorta cephalica, die sich

nach rechts vorn über die Radulatasche hinüberstülpt. Vor dem Bindegewebe zieht von rechts nach links die Supraintestinalkommissur über den Ösophagus hinüber.

Der Ösophagus (Textfig. 1*oes*) kommt gleich hinter dem Bindegewebe wieder zum Vorschein, um sich sogleich durch eine Art Zwerchfell hindurch in den hinteren Teil der Leibeshöhle zu versenken. Hier erweitert er sich zu einem Vormagen (Textfig. 2, 3*v.mag*). Dieser zieht nach links hinten und tritt von unten her zwischen die Lebermasse (Textfig. 2*hep*), die äußerlich

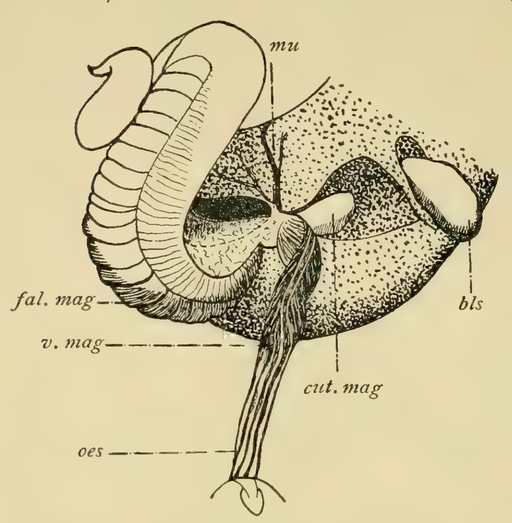


Textfig. 2. Darmtraktus zum Teil freigelegt, von oben. Mantelhöhle durch einen medianen Längsschnitt geöffnet. Niere, Perikard und Hautdecke abpräpariert. Vergr. 5mal.

diesen Teil der fünften Körperwindung (vom Apex an gerechnet) fast ganz ausfüllt. Der innere Leberlappen kann sich sogar, je nach dem Entwicklungsgrad der in den oberen Körperwindungen gelegenen Geschlechtsorgane, bis zum Apex hinauf erstrecken. Auf der Außen- und Innenseite der Windung läuft je ein Ast der Arteria visceralis an der Leber entlang nach hinten (Textfig. 2*art*).

Zunächst sind aus der Lebermasse heraus nur Teile des Magens und Dünndarmes (Textfig. 2*mag.il*) sichtbar, und zwar sind die Magenteile hell, die Dünndarmteile meist durch Kot-

massen dunkelbraun und aufgetrieben. Präpariert man die Leber ab, so hat man einen Knäuel von Magen- und Darmschlingen vor sich, aus dem sich nur der Faltenmagen losgelöst hat (Textfig. 3, 4 *fal.mag*), um als Blindsack weit in die nächste Körperwindung hinaufzuziehen. Erst wenn man die Schlingen löst, sieht man, daß der Vormagen auf der Innenseite ein Stück nach rechts hin am Magen entlang läuft (Textfig. 3 *v.mag*), um allmählich in den Faltenmagen überzugehen. Der eigentliche Magen (Textfig. 3, 4 und Taf. 1, Fig. 2 *cut.mag*, *con.mag*) zieht als stark erweiterter Schlauch nach links oben. Um seine Mitte herum läuft eine ringförmige Ausbuchtung (Textfig. 4 *r.aub*), die an der linken Seite in einen Blindsack ausläuft (Textfig. 3 und Taf. 1, Fig. 2 *bls*). Nach dem linken Ende zu verjüngt sich der Magen stark, um sich noch einmal etwas zu erweitern (Textfig. 4 und Taf. 1, Fig. 2 *aub*).



Textfig. 3. Mündung des Vormagens in den Magen, von unten. Teile der Leber abpräpariert. Vergr. 5 mal.

Textfig. 4. Magen von oben. Leber zum Teil abpräpariert. Vergr. 5 mal.

An diese hintere Ausbuchtung setzt der Dünndarm an. Als dünner Schlauch (Textfig. 4 und Taf. 1, Fig. 2 *il*) windet er sich in fünf mehr oder weniger deutlichen Schlingen nach rechts vorn, um sich an einer Biegung stark zu erweitern. Dann tritt er, wieder verengt, in die Mantelhöhle ein.

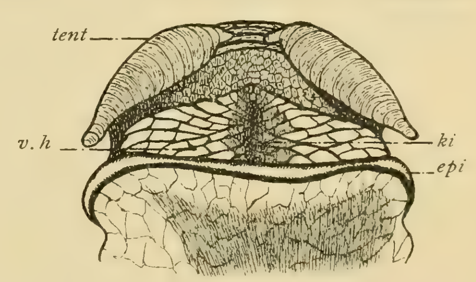
Der nun als Enddarm bezeichnete Darm (Textfig. 1, 2 *re*) läuft, in leerem Zustande flach gedrückt, an der Decke der Mantelhöhle nach vorn und mündet in ihrer rechten Vorderecke aus.

III. Untersuchung einzelner Darmabschnitte.

1. Makroskopisch. 2. Mikroskopisch.

A. Mundhöhle.

Betrachtet man Cyclophorus ceylanicus von vorn, so sieht man zunächst in eine Grube hinein (Textfig. 5 *vh*), die sich in Form eines gleichschenkligen Dreiecks über einer Hautfalte am Vorderrande der Fußbasis erhebt (Textfig. 1, 5 *ep*). Die Falte hat eine helle, glatte Oberfläche und verläuft an beiden Seiten schnell. Obgleich ich über ihre Innervierung nichts Näheres bestimmen konnte, möchte ich sie ihrer Lage nach als Epipodialrest bezeichnen. — Die Grube nenne ich Vorhöhle. HESCHELER (1900, S. 277) braucht diesen Ausdruck für einen solchen von den Lippen überdachten und von einer Fortsetzung der Leibeswand des Kopfes ausgekleideten Teil der Mundhöhle. Sie ist bei Cyclophorus ceylanicus folgendermaßen gebaut: Im Gegensatz zur grauen, feingefelderten Hautdecke des Kopfes ist ihre Auskleidung hell und durch tiefe Furchen regelmäßig in größere Felder geteilt. Die Furchen laufen in bestimmter Anordnung auf eine in der Tiefe der Vorhöhle gelegene Öffnung zu, die als vertikaler Spalt in die eigentliche Mundhöhle (Textfig. 7 *mdh*) hineinführt. Um die Öffnung herum sind die Felder ringförmig angeordnet.



Textfig. 5. Kopf von vorn. Vergr. 5 mal.

Die eigentliche Mundhöhle wird erst sichtbar, wenn man die Hautdecke des Kopfes oben in der Mitte von vorn nach hinten aufschneidet (Textfig. 7 *mdh*). Sie ist von dicker Cuticula ausgekleidet (Taf. 1, Fig. 5 *mdh*), die hinten und unten in die Kiefer übergeht. Oben nämlich sind die beiden Kiefer in einer Mittellinie miteinander verwachsen, während ihre Unterenden jederseits dem unteren Teile der Mundhöhle ansitzen. Oben zieht so die Mundhöhle über die Kiefer hinweg und wird durch die Kiefer (Textfig. 7 *ki*) von der weiter hinten liegenden Bukkalhöhle ge-

trennt. Unten dagegen geht die Vorhöhle direkt in die Bukkalhöhle über.

Histologisch ist zu bemerken, daß das Epithel der Vorhöhle von außen nach innen zu das gleiche bleibt. Es besteht aus Zylinderzellen, deren basale Enden entweder an muskelreiches Bindegewebe oder an sinöse Hohlräume angrenzen. Das hierin zirkulierende Blut hilft wohl durch seinen Andrang mit beim Vorstülpen der Lippen. Die Epithelzellen haben feinkörniges mattrot gefärbtes Protoplasma und große, länglichrunde, chromatinreiche Kerne, die oft einen Nucleolus erkennen lassen und in der basalen Zellhälfte liegen. Durch die ganze Vorhöhle hindurch ist das Epithel von einer feinen Cuticula bedeckt, die manchmal horizontale Schichtung zeigt. Das Epithel der Vorhöhle geht allmählich in das der Mundhöhle über, wobei sich die Cuticula verdickt und so zum Kiefer überleitet.

B. Pharynx.

a) Muskulatur.

Da die Bewegung der Radula im allgemeinen nicht als Kaubewegung, sondern als ein Raspeln betrachtet werden kann, das zustande kommt durch Senken und Heben der Radula, so haben die meisten Autoren die Pharynxmuskeln nach ihrer Funktion eingeteilt in Protraktoren und Retraktoren des Bulbus bzw. der Radula. Neben diesen wird fast stets erwähnt der Papillarmuskel, ein Muskel, der zum Teil die Radulascheide umfaßt, und von Meisenheimer (1912) bei Helix promatia dem Kolumellarmuskel zugerechnet wird. Konstant treten jedenfalls die Muskeln auf, die polsterartig die Stützplatten der Radula umgeben. Nur Amaudrut (1897) und Simroth (1907) teilen die Pharynxmuskulatur nicht nur nach ihrer Funktion, sondern in erster Linie morphologisch ein, das heißt nach ihrer Zugehörigkeit zur allgemeinen Ring- oder Längsmuskulatur des Darmes. Da ich auf konserviertes Material angewiesen war, das Spiel der Muskeln also nicht am lebenden Tier beobachten konnte, will ich auch von einer morphologischen Einteilung ausgehen. Hieraus ergeben sich dann Schlüsse auf die Funktionen der einzelnen Muskeln (Textfig. 6, 7, Taf. 1, Fig. 1).

Bei der Präparation des Pharynx unter der Lupe fällt zunächst auf, daß er in einen schmalen vorderen und einen breiten hinteren Teil zerfällt. Beide sind voneinander getrennt durch eine Einfaltung der den Pharynx umgebenden Schichten. Diese

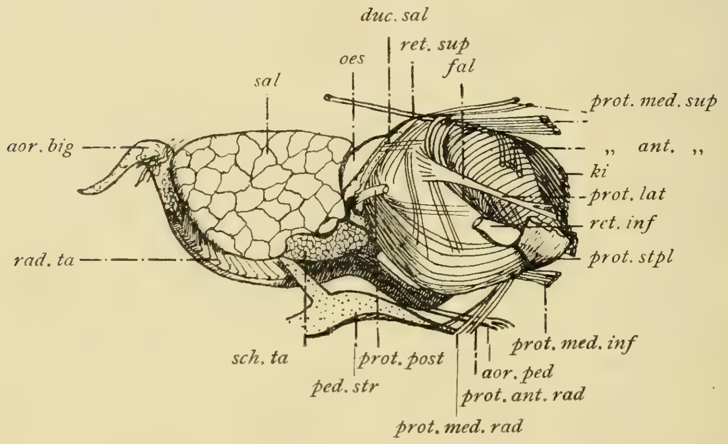
Falte (Textfig. 6*fal*) läuft jederseits hinten am Kieferrande entlang von oben nach unten. Oben ist sie nur eben angedeutet, sehr tief dagegen unten, wo vor und hinter ihr starke Muskeln entspringen. Sie ist also wohl als Folge des entgegengesetzt wirkenden Muskelzuges anzusehen.

Bei der Besprechung der Pharynxmuskulatur nun möchte ich von den Umhüllungsschichten des Pharynx ausgehen, um bei jeder Schicht die sich davon abzweigenden Muskeln zu beschreiben· Drei Schichten lassen sich unterscheiden, deren Muskelfasern oft kreuzweis übereinander hinwegziehen.

Die äußerste (Taf. 1, Fig. 1*mu.ext*) ist eine dünne bindegewebige Haut, die nur stellenweise Muskelfasern enthält. Doch gehen viele feine Fasern von ihr aus nach der Innenwand der Hautdecke. Ihr Bindegewebe geht hinten in die äußerste Umhüllungsschicht von Ösophagus und Radulatasche über, die in ihr entlanglaufenden Muskelfasern setzen sich nur auf die Radulatasche fort. Innerhalb des Bindegewebes ziehen diese Fasern vom Ösophapus aus an der Hinterwand des Pharynx entlang und zu beiden Seiten der Radula vorbei an seiner Unterseite nach vorn. Hier senkt sich die ganze Schicht zwischen Subradularhöcker (Taf. 1, Fig. 1*sbr.hö*) und Vorderrand der Stützplatten (Taf. 1, Fig. 1*stpl*) tief in den Pharynx hinein. — Hier gehen aus ihr folgende Muskelstränge hervor: der vordere Radulaprotraktor (Textfig. 6 und Taf. 1, Fig. 1*prot.ant.rad*). Er entspringt innen am Subradularhöcker ungefähr in dessen Mitte, zieht gerade nach unten, wendet sich nach dem Verlassen des Pharynx nach hinten und senkt sich in der Gegend der Pedalstränge in die Mitte des Fußes ein. Er wird von einem Paar feiner Stränge gebildet. — Der mittlere Radulaprotraktor (Textfig. 6 und Taf. 1, Fig. 1*prot.med.rad*) entspringt ebenfalls innen am Subradularhöcker, aber oben da, wo die Radula vorn endet. Auch er zieht in einem Paar feiner Stränge gerade von oben nach unten. Oben kreuzen und anastomosieren einzelne seiner Fasern, unten zieht er neben dem vorderen Radulaprotraktor her und senkt sich dicht hinter ihm in die Fußmuskulatur ein und zwar mit vielen Ästen. — Der vordere Radulaspanner (Taf. 1, Fig. 1*tens.sup*) geht zu beiden Seiten des Radulaendes von der Unterlage des subradulären Epithels aus, zieht vor dem zwischen den Stützplatten ausgespannten Querband vorbei nach unten und endet an den beiden unteren Vorderenden der Stützplatten. — Der untere Papillarmuskel schließlich (Taf. 1, Fig. 1*pap.inf*) entspringt hinter der Sublingualtasche.

Als unpaarer feiner Strang zieht er zwischen den Radulaprotraktoren hindurch an der Unterseite des Pharynx entlang nach hinten und setzt an der Unterseite der Radulatasche an, da, wo diese in den Pharynx eintritt.

Dann gehen nach oben und seitlich am Pharynx aus der äußersten Schicht verschiedene Muskeln hervor: der obere mittlere Bulbusprotraktor (Textfig. 6 und Taf. 1, Fig. 1 *prot.med.sup*) geht in zahlreichen feinen Ästen von einer Längslinie oben auf dem Vorderteil des Bulbus aus und endet vorn oben um die Mundöffnung herum. — Der vordere obere Bulbusprotraktor (Textfig. 6 und Taf. 1, Fig. 1 *prot.ant.sup*) geht jederseits vom oberen Hinterende des Bulbus aus nach vorn unten, wo er sich



Textfig. 6. Pharynx von rechts. Vergr. 5 mal.

an den Lippen innen anheftet. — Der obere Bulbusretraktor (Textfig. 6 und Taf. 1, Fig. 1 *ret.sup*) löst sich als feiner Strang jederseits oben aus der Mitte des Bulbus ab, zieht unter dem Schlundring hindurch gerade nach hinten und setzt an der Decke der Leibeshöhle an. Kurz davor sind seine beiden Äste durch eine schmale Brücke miteinander verbunden. — Von der unteren Mitte des Bulbus geht schließlich der untere Bulbusprotraktor (Textfig. 6 und Taf. 1, Fig. 1 *prot.med.inf*) aus. In Form zweier Bündel, die aus vielen einzelnen Fasern zusammengesetzt sind, zieht er auf beiden Seiten des Bulbus nach vorn unten, um sich innen an der Leibeshöhle anzuheften.

Unter der dünnen äußersten Schicht liegt eine zum Teil schon stark verdickte Muskelschicht (Taf. 1, Fig. 1 *mu.int II*). Sie sendet ebenfalls verschiedene Muskelbündel aus und geht

hinten in die Umhüllung von Ösophagus und Radulatasche über. Ganz vorn am Bulbus verlaufen ihre Fasern in dünner Schicht von hinten oben nach vorn unten, und zwar beginnen sie hinten an einer Vertikalen ungefähr am Ende des ersten Drittels vom Kiefer. Von hier aus ziehen die Fasern entgegengesetzt von vorn oben nach hinten unten tief in die Falte hinein. Ein Bündel zieht von oben aus in der Falte entlang. Innen gehen einige Fasern bis in die darunterliegende Muskelschicht hinein und an die Stützplatten heran. Von der Falte aus zieht je ein breiter Strang dünner Fasern nach hinten unten, tritt in die Unterseite des Pharynx ein, biegt hier um und setzt als hinterer Radulaspanner (Taf. 1, Fig. 1 *tens.post*) mit vielen feinen Fasern in einer Mittellinie auf der Unterseite der Radula an. Als ausgesprochene Muskelstränge gehen von dieser Schicht noch folgende ab: Der mittlere untere Bulbusprotraktor (Taf. 1, Fig. 1 *prot.med.inf*) zieht vom hinteren unteren Kieferende her außen an den Kiefern entlang, um unten innen an den Lippen anzusetzen. — Der untere Bulbusretraktor (Textfig. 6 und Taf. 1, Fig. 1 *ret.inf*) zieht vom vorderen unteren Kieferende aus jederseits als dicker Strang nach hinten und setzt seitlich an der Leibeshöhle an. — Der untere Radulaspanner (Taf. 1, Fig. 1 *tens.inf*) entspringt vor den Stützplatten hinten am Querband und zieht als ein Paar feiner Stränge unten innen im Pharynx nach hinten, um an der Unterseite der Radula anzusetzen, da, wo sie in den Pharynx eintritt. — Unten am Hinterende des Pharynx lösen sich noch die oberen Papillarmuskeln (Taf. 1, Fig. 1 *pap.sup*) ab. Sie kreuzen einander und gehen bald in die Umhüllung der Radulatasche über.

Nach innen von der eben besprochenen Schicht ist noch eine Muskelschicht zu erkennen. Vorn umgreift sie als dicker Sphinkter (Taf. 1, Fig. 1 *mu.int I*) das Unterende der Kiefer. Zwischen Subradularhöcker (Taf. 1, Fig. 1 *sbr.hö*) und Stützplatten (Taf. 1, Fig. 1 *stpl*) durchzieht sie als breites Querband (Taf. 2, Fig. 8 und Taf. 1, Fig. 5 *mu.int*) die Bukkalhöhle und setzt jederseits außen an den Stützplatten in einer Vertikalen an. Von hier aus umzieht sie als starkes Muskelpolster (Taf. 2, Fig. 8 *mu.int I*) die Außenseiten der Stützplatten, wendet sich an deren Hinterrande (Textfig. 13 *mu.int*) nach innen um und heftet sich unten an die Stützplatten an. Auf der Außenseite der Schicht ziehen dabei einzelne Fasern bis an den Ösophagus hinauf, und von ihrer Innenseite gehen einige Fasern ab, die mit dem hinteren Radulaspanner zusammen an der Unterseite der

Radula ansetzen. — Zu dieser Schicht rechne ich auch die Stützplattenprotraktoren (Textfig. 6 und Taf. 1, Fig. 1 *prot.stpl*). Sie gehen als Bündel vieler starker Fasern von den vorderen Unterenden der Stützplatten aus nach dem Unterrande der Lippen hin.

Es kommt nun darauf an, erstens ein zusammenhängendes Bild der Freßbewegung bei Cyclophorus ceylanicus aufzustellen und zweitens den Zusammenhang der Umhüllungsschichten des Pharynx mit denen von Ösophagus und Radulatasche klarzulegen.

Eine Kaubewegung, das heißt eine Zerkleinerung der aufgenommenen Nahrungsteile in der Bukkalhöhle findet kaum statt. Dagegen spricht schon das Vorkommen größerer Pflanzenteile im Magen und Darm. Der Freßakt besteht vielmehr auch hier in einem Abschaben von Pflanzenteilen und Hinterbefördern in den Ösophagus hinein, und zwar mit Hilfe von Radula und Stützplatten. Hierbei ist zu unterscheiden zwischen Vor- und Rückwärtsbewegung, Druck und Spannung durch Zug. Durch Kontraktion der vorderen und mittleren Radulaprotraktoren (Taf. 1, Fig. 1 *prot.ant.rad* und *prot.med.rad*) wird zunächst wohl der oberere Teil des Subradularhöckers und damit das Vorderende der Radula nach vorn unten gezogen. Durch den Zug senkt sich das Oberende der Stützplatten (Taf. 1, Fig. 1 *stpl*) nach vorn. Durch die Papillarmuskeln (Taf. 1, Fig. 1 *pap.inf* und *pap.sup*) und den hinteren Radulaprotraktor (Taf. 1, Fig. 1 *prot.post.rad*) wird hierbei die Radula vor allzu starkem Zug bewahrt. — Wenn sich dann die vielen kräftigen Fasern der Stützplattenprotraktoren (Textfig. 6 und Taf. 1, Fig. 1 *prot.stpl*) zusammenziehen, wird das vordere Unterende der Stützplatten heftig nach vorn gezogen, der obere Teil der Stützplatten muß sich wieder heben und dabei die Radula oben gegen die Bukkalhöhle pressen. Die Zähne der Radula halten dabei wohl die Nahrung fest und schieben sie hinten in den Ösophagus hinein. Während dieser Rückwärtsbewegung kontrahiert sich wahrscheinlich der vordere Sphinkter (Taf. 2, Fig. 6 *mu.int*) und verhindert ein Wiederaustreten der aufgenommenen Nahrung. Die Pressung der Radula gegen die Decke der Bukkalhöhle wird verstärkt durch die Kontraktion des schon erwähnten breiten Quermuskels (Taf. 1, Fig. 5 und Taf. 2, Fig. 7 *mu.int I*). Da er den Stützplatten erst ein Stück unter den oberen Vorderenden in einer Vertikalen außen ansetzt, so muß er bei seiner Kontraktion diese Enden und damit die Radula nach oben und auseinander schieben. In demselben Sinne muß auch eine Kontraktion des starken Muskelpolsters wirken, das

den hinteren Teil der Stützplatten umgreift (Taf. 2, Fig. 8*mu.int I*). Es sitzt vorn derselben Vertikalen an und ist unten stärker ausgebildet als oben. Da aber von dieser innersten Muskelschicht auch Teile oben an den Ösophagus (Taf. 1, Fig. 1*oes*) gehen, so wird er bei ihrer Kontraktion zugleich gegen die Bukkalhöhle hin geöffnet werden.

Das Zusammenwirken der verschiedenen Muskelbewegungen hat man sich vielleicht so zu denken: Beim Niedersenken von Radula und Stützplatten ist die innerste Muskelschicht schlaff, die Radula also gekrümmt. Beim Heben dagegen, das in der Hauptsache wohl durch die ebenfalls zur innersten Muskelschicht gehörigen Stützplattenprotraktoren (Taf. 1, Fig. 1*prot.stpl*) geschieht, kontrahieren sich auch Quermuskel und Stützplattenpolster, die Radula wird nach oben gepreßt, seitlich gespannt, und der Ösophagus wird geöffnet. Beim Senken der Radula und Stützplatten und beim Schlaffwerden der innersten Muskelschicht schließt sich dann der Ösophagus um die aufgenommene Nahrung herum und befördert sie durch Peristaltik und Flimmerbewegung weiter nach hinten. Diese Bewegungen müssen heftig und schnell vor sich gehen, denn ich fand nie Nahrungsteile in der Bukkalhöhle oder dem Ösophagus, auch wenn Magen und Darm voll davon waren.

Was nun den Zusammenhang der Umhüllungsschichten des Pharynx mit denen des Ösophagus und der Radulatasche betrifft, so möchte ich wegen der Eigenart dieses Verhältnisses einmal weit vorgreifen. — Die Ösophaguswand von Cyclophorus ceylanicus besteht, wie die Darmwandung überhaupt, von innen nach außen aus folgenden Schichten: Epithelschicht, innere Bindegewebsschicht, Muskelschicht, in der sich teilweise wieder eine innere Ring- von einer äußeren Längsmuskelschicht unterscheiden läßt, äußere Bindegewebsschicht. Alle Schichten sind zart, nur um die Mündung des Speicheldrüsenhauptausführganges herum ist das innere Bindegewebe stark verdickt. — Auch in der Wand der Radulatasche lassen sich zunächst eine innere Epithelschicht, eine innere Bindegewebs- und eine Muskelschicht unterscheiden. Auf diese folgen aber nach außen noch die Schichten der Aorta cephalica, die sich von hinten her über die Radulatasche hinüberstülpt. Es sind eine innere Muskel- und eine äußere Bindegewebsschicht. Letztere entspricht wieder der des Ösophagus. Es ist eine Schicht, die mehr oder weniger stark ausgebildet alle in der Leibeshöhle gelegenen Organe überzieht. Im allgemeinen ist sie als eine aus

kleinen Zellen bestehende Haut ausgebildet; großzellig-blasig und dick dagegen in den Zwischenräumen zwischen Darmschlingen und Leber, um Ganglien, Nerven und Blutgefäße herum, besonders an der Aorta cephalica.

Ganz ähnlich beschreibt SIMROTH (1896—1907, S. 489) die Umhüllungsschichten der Radulatasche, insbesondere erwähnt er hier das Herantreten der vorderen Aorta an die Radulatasche bei verschiedenen Arten, z. B. Cyclophorus. Doch wird mir nicht ganz klar, ob seine Beschreibung der Schichten allgemein gilt, oder nur für diese Arten. Zum Teil bezieht sie sich jedenfalls auf AMAUDRUTS Untersuchungen (1898).

Als Fortsetzung nun dieser äußeren Bindegewebsschicht im Zusammenhang mit der Muskelschicht der Aorta cephalica ist die äußerste Pharynxschicht anzusehen. Von der Radulatasche her nämlich stülpt sie sich über den Pharynx hinüber, so daß der sinöse Hohlraum, der in der Radulatasche zwischen ihr und der darunterliegenden Muskelschicht sich befand, sich noch auf den Pharynx fortsetzt. Unter dem Subradularhöcker erweitert er sich noch einmal (Taf. 2, Fig. 6 *sbl.sis*). Das Bindegewebe geht oben auf den Ösophagus und vorn in die Innenauskleidung der Leibeshöhle über, während die Muskellage sich in die oben beschriebenen Gänge auflöst. — Die beiden weiter innen liegenden Muskelschichten des Pharynx gehen sowohl in die der Radulatasche eigene Muskelschicht als auch in die des Ösophagus über. Es scheint mir nun berechtigt, die innere der beiden Schichten ihrer relativen Lage und ihres Verlaufes wegen der Ringmuskelschicht des Darmes gleichzusetzen. Die außen von ihr liegende Schicht wäre dann als Längsmuskelschicht zu bezeichnen, wenn auch ihre Fasern mehrfach von der Längsrichtung abgelenkt sind. Auch auf diesen Zusammenhang weist SIMROTH hin (1896—1907). Eine scharfe Trennung zwischen Ring- und Längsmuskelschicht läßt sich freilich hier ebensowenig durchführen, wie an vielen Stellen des Darmes selbst.

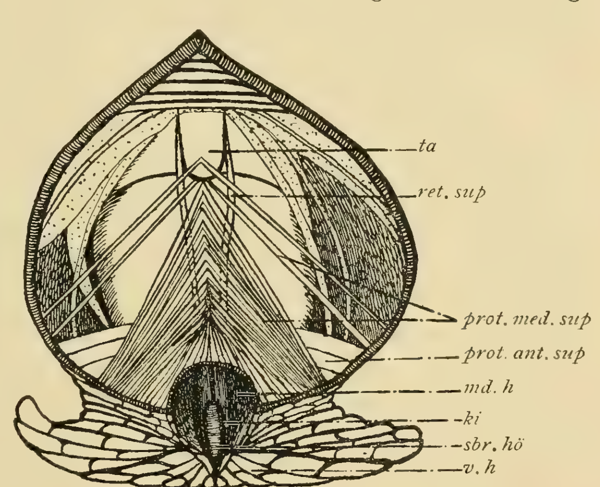
Dem inneren Bau nach ließen sich die verschiedenen Muskelschichten nicht unterscheiden. Auch Querstreifung konnte ich nicht in ihnen feststellen, doch mag das seinen Grund in der hierfür nicht geeigneten Konservierung haben.

b) Kiefer, Bukkalhöhle, Zunge.

Die Bukkalhöhle wird vorn gegen die Mundhöhle durch die Kiefer abgeschlossen. Es sind zwei durchsichtig-gelbe, hornartige,

ungefähr dreieckige Gebilde (Taf. 1, Fig. 2 *ki*), deren hinterer Teil den Wänden der Bukkalhöhle mit leichter Krümmung anliegt, während ihr vorderer Teil frei in die Mundhöhle hineinragt (Textfig. 7 *ki*). Dorsal sind sie durch eine kutikulare Längsnaht miteinander verbunden (Textfig. 11 und Taf. 2, Fig. 6 *ki*), während ihre Unterenden jederseits eine Falte der Bukkal- bzw. Mundhöhlenwand umgreifen (Taf. 2, Fig. 6 und Taf. 3, Fig. 14 *ki*). Ihr Vorderrand ist regelmäßig gezackt.

Mikroskopisch ist zu sehen, daß die Kiefer aus länglich sechseckigen Plättchen zusammengesetzt sind. Diese sind in Reihen angeordnet (Textfig. 11), die schräg von hinten oben nach vorn unten verlaufen. Die Plättchen einer Reihe liegen mit den Längsseiten nebeneinander, während die Schmalseiten in die der benachbarten Reihen eingeschoben sind (Textfig. 11 und Taf. 3, Fig. 17). Diese Linien rufen die regelmäßige Streifung der Kieferfläche hervor. Ich konnte auf jeder Hälfte mindestens 27 Streifen unterscheiden; bei Cyclophorus involvulus Müller hat Troschel (1856—63, S. 243) 24 gezählt. — Die Plättchen sind am Hinter- und Unterrande des Kiefers am längsten und dünnsten, vorn nach der Mitte zu werden sie kürzer und fester. Die Festigkeit läßt sich schon an der dunkelgelben Farbe und an der Zunahme der horizontalen Schichten erkennen, aus denen die einzelnen Kieferplättchen wieder zusammengesetzt sind (Taf. 3, Fig. 17 *ki*). Die Zacken am Vorderrande des Kiefers entsprechen jedesmal der Breite eines Streifens und mehreren nebeneinanderliegenden Kieferplättchen. — Die Innenwand des Kiefers ist von einer Cuticula überzogen, die sich am freien Vorderrande über die Zacken hinüberzieht (Taf. 3, Fig. 17 *cut*) und hier auch die Außenseite be-



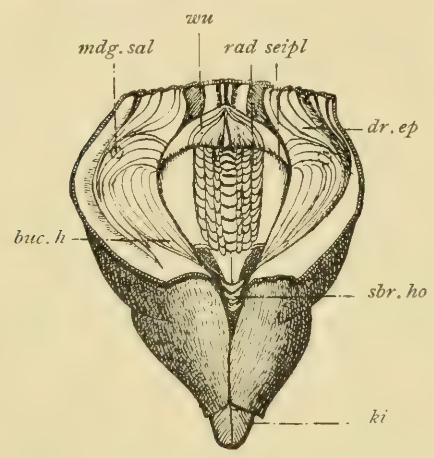
Textfig. 7. Mund- und Leibeshöhle von oben. Durch mediane Längsschnitte geöffnet. Vergr. 6 mal.

deckt. Sie ist am stärksten an der Decke der Innenseite. An Querschnitten wird deutlich, daß innen direkt über den Kieferplättchen eine kaum gefärbte Schicht liegt, auf die noch eine mit Hämatoxylin-Eosin mattrot gefärbte Schicht folgt. Am Hinter- und Unterrande der Kiefer geht diese Schicht in die Bukkal- bzw. Mundhöhlenkutikula über (Taf. 3, Fig. 14 *cutII*, Taf. 3, Fig. 15 *cut*). Am Hinterende erfolgt der Übergang so, daß die Kieferplättchen allmählich niedriger werden, bis schließlich nur noch Cuticula das Epithel überzieht. Der freie Unterrand der Kiefer dagegen biegt sich jederseits um eine Falte des Mundhöhlenepithels herum und ragt in die dadurch gebildete Rinne hinein. Kieferplättchen sind hier nicht mehr zu erkennen, und der Rand ist innen und außen von Cuticula überzogen. Innerhalb der Rinne verdickt sich die äußere Cuticula. Das helle Kieferende liegt ihr auf, wird aber ganz am Rande von der äußeren Cuticula umfaßt. Diese kann bald darauf im Grunde der Rinne enden, oder sie überzieht noch Wände und Boden der Mundhöhle (Taf. 3, Fig. 14 *cutII*), die innere Cuticula (Taf. 3, Fig. 14 *cutI*) geht nach der Verdickung allmählich in die kutikulare Auskleidung der Mundhöhle über. — Die Kiefer sind ebenso wie die Bukkalhöhlenkutikula als Abscheidungsprodukt des darunterliegenden Epithels aufzufassen, das sich deutlich vom Bukkalhöhlenepithel abhebt. Am Hinter- und Seitenrande der Kiefer (Taf. 3, Fig. 15 und Taf. 3, Fig. 14) und unter ihrer dorsalen Verwachsungslinie macht das Kieferepithel dem ursprünglichen Bukkalhöhlenepithel Platz (Taf. 3, Fig. 15 *ki.ep*, *buc.ep*). Dessen Zellen sind hier lang und dichtgedrängt, wie überall da, wo es eine besonders starke Cuticula abscheidet. Die Zellen des die Kiefer abscheidenden Epithels sind entsprechend den Kieferplättchen regelmäßig in Reihen angeordnet, die schräg von hinten oben nach vorn unten verlaufen. Die einzelnen Zellen wenden der Bukkalhöhle ihre Breitseite zu (Taf. 3, Fig. 15, 16 *ki.ep*). Die Zellen einer Reihe alternieren mit denen der benachbarten, sodaß ebenso wie bei den Kieferplättchen eine Art Verzahnung zustande kommt. Die Zellen sind durch schmale Lücken voneinander getrennt. Ihr Protoplasma ist feinkörnig und färbt sich durch Hämatoxylin dunkelblau. Es enthält oft große und kleine helle Vakuolen. Die großen länglichrunden Kerne haben einen großen Nucleolus und peripher angeordnetes Chromatin. Mit dem basalen Ende sitzen die Zellen der Pharynxmuskulatur auf, distal scheiden sie die Kieferplättchen ab. Ihre Wände sind ganz fein gezackt, so, daß die Zacken der

einen Wand in Lücken der benachbarten eingreifen können. Ein ähnliches Ineinandergreifen sieht man bei sehr starker Vergrößerung auch oft an den Kieferplättchen. — Die horizontale Schichtung der Plättchen läßt auf periodenweise Sekretion der Zellen schließen, die größere Dicke der vorderen mittleren Plättchen auf stärkere oder längere Sekretion der zu ihnen gehörigen Zellen. — Was die Funktion der Kiefer betrifft, so schreibt Amaudrut (1898, S. 134) ihnen eine rein passive Rolle zu. Sie sollen als Widerlager dienen, gegen die die Zunge die Nahrung preßt, um sie zu zerkleinern. Den Kiefern von Cyclophorus ceylanicus kommt wohl neben dieser Funktion eine gewisse Beweglichkeit zu. Hierfür spricht, daß dem Kieferepithel oben viele feine Zweige des oberen mittleren Protraktors (Taf. 1, Fig. 1 *prot.med.sup*) und unten der starke mittlere untere Protraktor (Taf. 1, Fig. 1 *prot.med.inf*) ansitzen.

Die Bukkalhöhle ist kein so einheitliches Gebilde, wie es nach dem Äußeren des Pharynx scheinen könnte. Sie wird zunächst durch den Zungenwulst in einen vorderen und einen hinteren Teil zerlegt (Taf. 1, Fig. 5 *buc.h*). Der vordere, von manchen Autoren als „Sublingualhöhle“ (Taf. 1, Fig. 5 und Taf. 2, Fig. 7 *subl.h*) bezeichnete Teil liegt als flache Tasche zwischen Zungenwulst und Bukkalhöhlenboden und stellt vorn die Verbindung zwischen Bukkal- und Mundhöhle her. Von hier aus zieht sich an jeder Seite der Bukkalhöhle eine schmale Ausstülpung nach hinten oben, die der schon erwähnten Einfaltung der Pharynxschichten entspricht. Ich nenne diese Ausstülpungen laterale Bukkaltaschen (Textfig. 9, Taf. 1, Fig. 4 und Taf. 2, Fig. 7 *lat.buc.ta*). — Die hintere Bukkaltasche (Textfig. 9 und Taf. 1, Fig. 5 *post.buc.ta*) ist eine flache, unpaare Tasche, die sich zwischen Ösophagus- und Radulamündung in die Hinterwand der Bukkalhöhle einsenkt. — Aus dem hinteren Teil der Bukkalhöhle sondern sich noch die dorsalen Bukkaltaschen ab (Taf. 1, Fig. 4 und Taf. 2, Fig. 10 *dors.buc.ta*). Von Hescheler (1900, S. 291) werden sie als taschenförmige Ausstülpungen der dorsalen Pharynxwand beschrieben, in die die Ausführgänge der Speicheldrüsen münden. Amaudrut (1884) nennt sie bei Cyclophorus volvulus Bukkaltaschen und bildet sie auf Fig. 65 ab. Frl. Kretschmar bezeichnet sie bei Cyclophorus ceylanicus als laterale Bukkaltaschen. Sie beginnen bei Cyclophorus ceylanicus dadurch, daß sich kurz vor den Mündungen der Speicheldrüsen an der

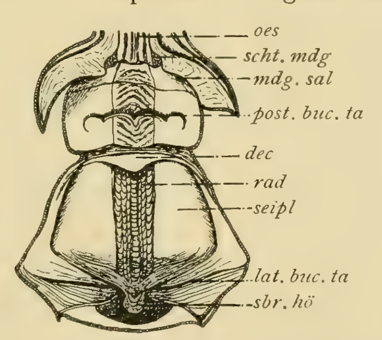
Decke der Bukkalhöhle von rechts und links je eine lange, schmale Falte vorstülpt. Die beiden Falten (Taf. 2, Fig. 8 *big*) setzen sich hinten in den Ösophagus hinein fort. Über sie hinweg ziehen vorn viele feine Querfalten (Textfig. 8 *dr.ep*) in die Taschen hinein. Hinten enden die Taschen erst da, wo von unten außen her die Schlundtaschen in sie eintreten (Taf. 1, Fig. 4 *dors.buc.ta*). Ich möchte hier einschalten, daß man hiernach die Schlundtaschen dem Pharynx zurechnen könnte. So erwähnt HESCHELER (1900, S. 296), daß die Zuckerdrüsen der Chitoniden, welchen die Schlundtaschen von Cyclophorus ceylanicus entsprechen dürften, nach neueren Darstellungen nicht dem Ösophagus, sondern dem Pharynx angehören sollen, in den sie da, wo er in den Ösophagus übergeht, einmünden. Er meint, daß erst die Kenntnis der Ontogenese dieser Organe hierüber entscheidenden Aufschluß geben werde. So will ich die Schlundtaschen von Cyclophorus ceylanicus noch dem Ösophagus zurechnen und erst dort mit behandeln, da sie ihrer äußeren Lage nach ganz diesem zuzugehören scheinen.



Textfig. 8. Bukkalhöhle von oben. Durch einen medianen Längsschnitt geöffnet. Vergr. 6 mal.

Vorn in der Mitte des Zungenwulstes zieht sich von der ventralen Portion der Bukkalhöhle bis zum Vorderende der Radula hinauf ein schmaler Wulst (Textfig. 8, 9, Taf. 1, Fig. 5 und Taf. 2, Fig. 6 *sbr.hö*), der sich nach oben hin etwas verbreitert. Er ist mit starker Cuticula bekleidet und, wohl infolge von Kontraktion, in zahlreiche regelmäßige Querfalten gelegt. Für gewöhnlich ragt er horizontal in den vorderen Teil der Bukkalhöhle vor, so, daß sein Vorderende der Mundöffnung gerade gegenüberliegt und zwischen den Kiefern vorn sichtbar sein kann (Textfig. 7 *sbr.hö*). In Taf. 1, Fig. 5 ist er nur noch seitlich getroffen und erscheint dadurch, daß der Zungenwulst zufällig kontrahiert ist, nach oben verschoben. Ich bezeichne den Wulst als Subradularhöcker, ohne ihn damit jedoch dem von HALLER (1884) bei den marinen Rhipidoglossen so bezeichneten Gebilde unbedingt gleichstellen zu wollen.

Innerhalb des Zungenwulstes von Cyclophorus ceylanicus liegen als zwei durchscheinende elastische Gebilde die Radulastützplatten. (Taf. 1, Fig. 4, 5, Taf. 2, Fig. 7 und Fig. 8 *stpl*). Sie haben ungefähr Keilform, wobei die Breitseite hinten oben, die Schneide vorn unten liegt. Die inneren Vorderecken der Breitseiten sind etwas vorgewölbt und überlagern einander so, daß die der rechten Stützplatte (Taf. 1, Fig. 4) vorn liegt. Schon oben (S. 11) ist beschrieben worden, wie die innerste Muskelschicht des Pharynx die Stützplatten umhüllt. Da, wo ein Teil dieser Schicht oben der Mitte der Stützplatten ansitzt (Textfig. 13 *mu'*) scheint auch die Muskulatur verfestigt zu sein. Das wird auf Schnittpräparaten deutlich. — Ich bezeichne die Stützplatten nicht als Knorpel, da es sich nach HESCHELER (1900, S. 285) bei dem Zungenknorpel der Gastropoden im allgemeinen nicht um echten Knorpel handelt, „sondern um ein Gewebe, das eine Zwischenstufe zwischen blasig-zelligem Bindegewebe und echtem Knorpelgewebe einnimmt“. SCHAFFER (1913) stimmt ihm bei und unterscheidet chordoides Stützgewebe vom chondroiden und vom echten Knorpel. Die Gastropodenstützplatten rechnet er in der Hauptsache zu den ersten beiden Arten, nur für Patella hebt er die große Ähnlichkeit mit echtem Knorpelgewebe hervor. Je nach der Zugehörigkeit zu diesen drei Arten stellt er nun bei den Gastropoden vier Typen von Stützplattengewebe auf.



Textfig. 9. Bukkalhöhle von hinten. An den Seiten geöffnet, Hinterwand nach hinten geklappt. Vergr. 6 mal.

Die Auskleidung der Bukkalhöhle ist eine sehr wechselnde. Als ursprüngliches Bukkalhöhlenepithel will ich das bezeichnen, in welches das die Kiefer abscheidende Epithel nach hinten hin übergeht. Es kommt überall da vor, wo die Bukkalhöle von Cuticula ausgekleidet ist und scheidet diese ab. Im Gegensatz zu dem die Kiefer abscheidenden Epithel sind seine Zellen frei von Vakuolen, und die Kerne liegen im basalen Drittel. Außerdem wenden die kubischen bis zylindrischen Zellen (Taf. 3, Fig. 15 *buc.ep*) der Bukkalhöhle ihre Schmalseite zu. Das feingekörnelte bis längsgestreifte Protoplasma färbt sich dunkelblau mit Hämatoxylin. Das Epithel bedeckt vorn den Boden der

Bukkalhöhle (Taf. 1, Fig. 5 und Taf. 2, Fig. 7 *sbl.h*) und geht an den Seiten in das die Kiefer abscheidende Epithel über. Hinter den Kiefern überzieht es die Seitenwände der Bukkalhöhle (Taf. 2, Fig. 7 *buc.h*, Textfig. 8) bis zu den lateralen Bukkaltaschen hin und die Decke der Bukkalhöhle in einem mittleren Längsstreifen (Taf. 1, Fig. 5 und Taf. 2, Fig. 8 *ta*). Der Streifen kann durch die oberen mittleren Protraktoren (Textfig. 6 *prot.med.sup*) taschenartig vorn über den Pharynx hinübergezogen werden. Sein Epithel geht nach hinten allmählich in das flimmernde Schleimepithel des Ösophagus über. Zu beiden Seiten des Längsstreifens überzieht das Bukkalhöhlenepithel auch die hohen Längsfalten. Hier trägt es statt der Cuticula lange Flimmern (Taf. 2, Fig. 8 *fl.ep*) und geht nach hinten hin ebenfalls in das Ösophagusepithel über. Außerdem bekleidet es die Mitte des Subradularhöckers der Länge nach (Taf. 1, Fig. 5 *sbr.hö*) und von hier aus den Zungenwulst unter den Seitenplatten (Taf. 1, Fig. 4 *seipl*) und den unteren Teil der Seitenwände im hinteren Teil der Bukkalhöhle. Vom Zungenwulst aus überzieht es schließlich noch den Raduladeckel, die Mitte der Bukkalhöhlenrückwand und die vordere Innenseite der hinteren Bukkaltasche, (Textfig. 9 *dec,post.buc.ta*) sowie unten die Grenze des Ösophagus gegen die Bukkalhöhle. — Überall da, wo die Kutikulaabscheidung eine besonders rege ist, sind die Zellen des Epithels stark in die Länge gezogen. Z. B. an der Decke der Bukkalhöhle hinter den Kiefern (Taf. 3, Fig. 15 *buc.ep*) unter den Ansatzlinien der Seitenplatten an die Radula, unter dem Hinterrande der Seitenplatten und am Raduladeckel (Textfig. 9 und Taf. 1, Fig. 5 *dec*). Dieser sitzt unten der Hinterwand der Bukkalhöhle an und dient wohl als Verschluß der Radulascheide gegen das Eindringen von Nahrungsteilchen. — Das Epithel am Innen- und Hinterrande der Seitenplatten möchte ich erst im Zusammenhang mit der Radula behandeln, ebenso das raduläre Epithel, das auch von dem ursprünglichen Bukkalhöhlenepithel abzuleiten ist.

Von der Mündung der Speicheldrüsen her zieht sich das Epithel der Hauptausführgänge in die dorsalen Bukkaltaschen hinein (Taf. 1, Fig. 4 und Taf. 2, Fig. 10 *dors.buc.ta*). Von hier aus bekleidet es oben die Seitenwände der Bukkalhöhle (Taf. 2, Fig. 8 *dr.ep*) und zieht in einem schmalen Streifen über dem Hinterrande der Seitenplatten entlang bis fast zur Mitte der Hinterwand der Bukkalhöhle (Textfig. 8). Nach vorn hin erstreckt es sich von den Seitenwänden der Bukkalhöhle aus in die seit-

lichen Bukkaltaschen (Taf. 1, Fig. 4 und Taf. 2, Fig. 7 *lat.buc.ta*) und bis in den vorderen Teil der Bukkalhöhle hinein (Taf. 1, Fig. 5 *buc.h*). Von hier aus zieht es sich zu beiden Seiten des Subradularhöckers (Taf. 2, Fig. 6 und Taf. 2, Fig. 7 *sbr.hö*) ein Stück am Zungenwulst hinauf. Es geht sehr schnell in das den Höcker selbst überziehende ursprüngliche Bukkalhöhlenepithel über. Dieses setzt sich oben direkt in das subraduläre Epithel fort; die dicke Cuticula, die es überzieht, in die Unterschicht der Basalmembran. Die genaue Beschreibung des Drüsenepithels folgt im Abschnitt Speicheldrüsen. Hier ist nur wichtig, daß es aus Schleimzellen besteht. Der Schleim soll wohl die Weiterbeförderung der aufgenommenen Nahrung erleichtern, denn auch bei Pal. viv. und Cycl. el. fand ich Schleimzellen sowohl vorn unter der Zunge als auch an den Seitenwänden der Bukkalhöhle. Außer am Subradularhöcker und der Decke der Bukkalhöhle ist das Drüsenepithel glatt ausgebildet. Mit dem basalen Ende grenzen die Epithelien der Bukkalhöhle an das innere Bindegewebe oder die innerste Muskelschicht des Pharynx. Sinneszellen oder Geschmacksbecher ließen sich im vorderen Teil der Bukkalhöhle nicht nachweisen. — Das Innere des Subradularhöckers wird von Bindegewebe und Muskulatur und im unteren Teile von Blutflüssigkeit erfüllt (Taf. 2, Fig. 6 *sbl.sis*). Die Muskeln lassen, wie schon die stark gefaltete Oberfläche, auf große Kontraktionsfähigkeit schließen. Das in dem Sinus enthaltene Blut dagegen dient wohl zum Vorstülpen des Organes. Subradularganglien oder -nerven konnte ich nicht finden, auch Frl. Kretschmar gibt nichts darüber an. Von einer Homologisierung mit dem Subradularorgan primitiver Schnecken kann also hier nicht die Rede sein.

Die Stützplatten von Cyclophorus ceylanicus sind zusammengesetzt aus meist rechteckigen Zellen (Taf. 3, Fig. 18), die oft zu Paaren zusammengefaßt sind. Die Ecken der Zellen sind abgerundet. Die größten Zellen liegen in der Mitte der Stützplatten, nach dem Rande zu sind sie kleiner und unregelmäßiger in der Form. Und während sie in der Mitte der Stützplatten durch zarte Scheidewände von einander getrennt sind, die auf den Seitenflächen der Stützplatten senkrecht stehen, ist am Rande und in der unteren Vorderecke viel Grundsubstanz (Taf. 3, Fig. 18 *grs*) zwischen die Zellen gelagert. Sie füllt hauptsächlich die Zwickel zwischen den Zellen aus, liegt aber auch in Form breiter Stränge zwischen benachbarten Zellen. Mit Eosin färbt

sie sich mattrot und scheint homogen, mit van Gieson aber wird sie leuchtend rot und zeigt deutliche Fibrillen. Da, wo den Stützplatten keine Muskeln ansitzen, sind sie von einer schmalen kernhaltigen Membran umgeben, die wohl dem Perichondrium gleichzusetzen ist. Der Inhalt der Zellen ist wasserhell durchsichtig, dünne, dunkle Umgrenzungen sind als Kapseln anzusprechen. Die Kerne liegen mittel- oder wandständig und sind meist rund. Oft ist der Kern von feinkörnigem, nur ganz schwach färbbarem Plasma umgeben, das sich in feinen Strängen weit durch den Zellinhalt hindurchziehen kann. Oder der Kern liegt in einem schmalen Plasmahof dicht einer Zellmembran an. Meist enthält er einen Nukleolus. Sind zwei vorhanden, so zeigt schon die Gestalt des Kernes, daß er in Teilung begriffen ist. Es bestehen hierbei alle Übergänge von einem runden zu einem hantelförmigen Kern bzw. zu zwei dicht nebeneinander liegenden Teilstücken. Die dazugehörigen verhältnismäßig kleinen Zellen liegen dann auch dicht nebeneinander. Teilungsfiguren sind besonders häufig an der Peripherie und der unteren Vorderecke der Stützplatten. Der oben an den Stützplatten ansitzende Muskel scheint auf Querschnitten (Taf. 2, Fig. 8 *stpl'*) zwischen sie einzudringen. Doch zeigt sich bei stärkerer Vergrößerung, daß auch hier die Stützplatten begrenzt sind, und zwar durch einen breiteren Streifen von Grundsubstanz. An der Zusammensetzung des Muskelansatzes haben Muskelbündel (Taf. 4, Fig. 19 *mu*) und blasige Zellen (Taf. 4, Fig. 19 *stpl.z*) ungefähr gleichen Anteil. Die Zellen sind polyedrisch und verschieden groß und lassen keine Zwickel zwischen sich. Ihre Scheidewände sind sehr fein; da, wo einzelne Zellen zwischen den Muskeln liegen, sind sie von eigener Membran umgeben. Die Kerne der Zellen sind rundlich, manchmal geschrumpft. Sie liegen mittel- oder wandständig. Manchmal scheinen die Zellen von feinfädigem Plasma erfüllt zu sein, das ebenso wie die Scheidewände durch Eosin mattrot gefärbt ist. — Das Gewebe der eigentlichen Stützplatten kann also wohl Schaffers Typus C und damit dem chondroiden Gewebe gleichgestellt werden, das Gewebe der Muskelansatzstellen dagegen möchte ich noch dem chordoidähnlichen zurechnen. — Für Cyclostoma gibt Garnault (1887) nur an, daß die Zellen des der Radula anliegenden Knorpels „sont des éléments fibreux modifiés, revêtus d'une épaisse membrane". Ich fand auf Schnitten, daß sie aus kleinen breitwandigen Zellen aufgebaut sind, während die übrigen Stützplatten aus großen rechteckigen, dünnwandigen Zellen bestehen, die sehr

regelmäßig senkrecht zur Längsrichtung der Stützplatten angeordnet sind. — Dem Bau nach zeigen also die Stützplatten von Cyclophorus ceylanicus mehr Ähnlichkeit mit denen von Paludina viv. als von Cyclostoma el. Dasselbe gilt von der Anzahl der Stützplatten und ihrer Verschmelzung. Bei einer Zurückführung der Stützplatten dieser drei Arten auf die fünf Knorpelpaare von Patella ergibt sich nämlich folgendes: Bei Cyclophorus ceylanicus sind auf jeder Seite alle fünf Stützplatten miteinander verschmolzen, wobei sich die ehemaligen Cart. ant. noch durch andere Struktur erkennen lassen. Bei Paludina viv. sind jederseits vier Stützplatten miteinander verschmolzen, die Cart. ant. sind durch Muskeln eng damit verbunden. Bei Cyclostoma el. sind die Cart. lat. sup., lat. int. und lat. ext. miteinander verschmolzen, die Cart. ant. und Cart. post. sind noch frei. So ergeben sich für Cyclophorus ceylanicus ein Paar Stützplatten, für Paludina viv. zwei, für Cyclostoma el. drei. Ein Schluß auf die systematische Stellung von Cyclophorus ceylanicus läßt sich aber hieraus ebensowenig ziehen, wie aus der großen Länge ihrer Radula oder ihres Dünndarmes, da gerade diese drei Organe in ihrer Entwicklung in erster Linie von der Beanspruchung abhängig sind.

c) Speicheldrüsen.

Dicht hinter dem Cerebralganglion (Textfig. 1 *cer*), zum Teil noch von ihm bedeckt, ziehen die Speicheldrüsen (Textfig. 1 *sal*) als zwei mächtige weiße, länglich dreieckige Gebilde am Ösophagus entlang nach hinten. Sie sind um 45° mitgedreht worden, so daß das Hinterende der rechten Drüse über, das der linken unter dem Ösophagus liegt (Textfig. 20 *sal*). Sie sind aus vielen einzelnen Azini zusammengesetzt, von denen jeder in eine bindegewebige Haut eingehüllt ist und die komplexweise zusammengefaßt sind. Die Ausführgänge der einzelnen Azinikomplexe vereinigen sich zu mehreren Gängen (Taf. 1, Fig. 4 *duc.sal.prim*), die alle in je einen Hauptausführgang (Taf. 1, Fig. 4 *duc.sal*) zusammenlaufen. Die Hauptausführgänge liegen auf der Innenseite der Drüsen, treten über den Schlundtaschen seitlich hervor, wenden sich wieder nach innen und ziehen unter dem Cerebralganglion hinweg nach vorn. Hier laufen sie innerhalb der stark verdickten äußeren Bindegewebsschicht des Pharynx ein Stück neben dem Ösophagus her und münden in die dorsalen Bukkaltaschen (Taf. 2, Fig. 8 *duc.sal.sek*; Fig. 8, 9 *mdg.sal*). Ihre Wandung zeigt kleine bläschenartige Ausstülpungen, was auf

drüsige Beschaffenheit schließen läßt. — Die Drüsen sind durch Bindegewebe sowohl unter sich als auch mit der Innenwand der Leibeshöhle verbunden und durch feine Blutgefäße, die neben den Hauptausführgängen herlaufen, an die Radulatasche angeheftet.

Auf Schnitten durch die Speicheldrüse heben sich die Ausführgänge deutlich von den dichtgedrängten Azini ab (Taf. 1, Fig. 5 *sal*). Die Zwischenräume sind von Blutflüssigkeit von der Kopfaorta (s. S. 28) her ausgefüllt. Dicht an den beiden Hauptausführgängen liegt nämlich je eine feine Arterie, die von zelligem Bindegewebe umhüllt ist. — Das Drüsenepithel der Azini ist scharf gegen das der Nebenausführgänge abgesetzt (Taf. 4, Fig. 20 *dr.z, g.z*). Es besteht aus Stütz- und Sekretzellen. Die Stützzellen werden durch die großen runden Sekretzellen auf einen schmalen Saum gegen das Lumen des Azinus hin zusammengepreßt (Taf. 4, Fig. 20 *st.z*). So sind von ihnen fast nur die schmalen Kerne zu sehen. Die Sekretzellen haben helles Plasma mit dunkelblau gefärbter wabiger Struktur (Taf. 4, Fig. 20 *dr.z*). Ihre Kerne sind sehr groß, unregelmäßig geformt und basalständig. Sie haben einen großen Nukleolus und viel feinkörniges Chromatin. Dem Umriß nach sind sie in die Wabenstruktur des Plasmas eingepaßt. Man kann der inneren Struktur nach unterscheiden a) Zellen, die in hellem Plasma unregelmäßig dunkelblau gefärbte Waben erkennen lassen; b) Zellen, deren gleichmäßig rund geformte Waben lichtbrechende Körnchen enthalten; c) Zellen, die auf Hämatoxylin-Eosin-Präparaten mattblau gefärbt sind und runde Wabenstruktur zeigen, auf Bismarkbraunpräparaten dagegen hellgelb bis hellbraun gefärbte undurchsichtige Körnchen erkennen lassen, die in die Waben eingelagert sind. — Diese Körnchen finden sich wieder im Sekret der Ausführgänge. Ihrer Färbung mit Bismarkbraun nach sind sie kein Schleim. Im Vergleich mit Barfurths Untersuchungen (1885) halte ich sie für Muzin, wie ich überhaupt die verschiedenen Zellbilder den von Barfurth beschriebenen Funktionsstadien gleichstellen möchte. Bild *a* würde dem Stadium der ruhenden Drüse entsprechen, Bild *b* dem der muzigenhaltigen, Bild *c* dem der muzinhaltigen. Glykogen allerdings konnte ich weder mit Lugolscher Lösung noch nach der Bestschen Methode nachweisen.

Die Nebenausführgänge sind von einem mittelhohen Zylinderepithel ausgekleidet, an dem im vorderen Teile stellenweise ein schmaler Flimmersaum zu erkennen war. Das Plasma der Zellen (Taf. 4, Fig. 20 *g.z*) wird durch Eosin mattrot gefärbt, ist fein-

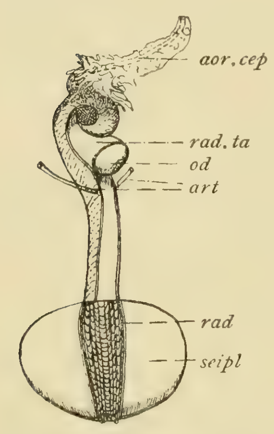
körnig und zeigt eine wabige bis fein längsgestreifte Struktur. Die länglichrunden Kerne sind basalständig. Sie haben eine dünne Membran, wenig unregelmäßig verteiltes Chromatin und manchmal einen Nukleolus. Das Lumen der Gänge ist im Verhältnis zu dem der Azini sehr weit.

Das Epithel der Nebenausführgänge geht allmählich in das der Hauptausführgänge über (Taf. 1, Fig. 4 *duc.sal*). Dieses besteht schließlich aus Sekret- und Stützzellen. Die Stützzellen werden durch die becher- bis kolbenförmigen Sekretzellen eng zusammengepreßt, so daß nur ihre distalständigen, schmalen, chromatinreichen Kerne zu sehen sind. — Die Sekretzellen haben helles Plasma mit dunkelblau gefärbter Wabenstruktur. Ihre runden Kerne liegen basal, haben eine starke Membran, einen Nukleolus und viel unregelmäßig verteiltes Chromatin. Oft sind die Zellen von einem mit Hämatoxylin matt- bis schwarzblau gefärbten Sekret mehr oder weniger erfüllt. Auf mit Bismarkbraun gefärbten Schnitten verrät es sich ebenso wie das der Ösophaguszellen durch seine tiefbraune Färbung als Schleim. Das Epithel der Hauptausführgänge zieht sich in die dorsalen Bukkaltaschen hinein und von hier aus weiter nach vorn (s. Bukkalhöhle). Die Hauptausführgänge lassen sich also nicht scharf gegen den Pharynx abgrenzen. — Im Lumen der Hauptausführgänge findet sich ein feinfädiges, mit Eosin mattrot gefärbtes Sekret. Auf mit Bismarkbraun gefärbten Schnitten sind innerhalb des hellen Sekretes die obenerwähnten hellbraunen Körnchen zu sehen. — Das Hinterende der Gänge ist ebenso wie die Azini und die Nebenausführgänge von einer dünnen kernhaltigen Membran aus Bindegewebe überzogen. Das Vorderende ist in die verdickte äußere Bindegewebsschicht des Pharynx eingebettet, die hier zellig faserig ausgebildet ist.

d) Radula.

Die Radula breitet sich vom oberen Ende des Subradularhöckers (Textfig. 9 *sbr.hö*) in der Mediane über den Zungenwulst hinüber. An beiden Seiten sitzt ihr hier je eine zahnlose Seitenplatte an (Textfig. 9 und Taf. 2, Fig. 7 *seipl*). Die Seitenplatten überziehen als glatte hornige Decke die Oberseite des Zungenwulstes. So schützen sie diesen bei der Nahrungsaufnahme. Außerdem verhindern sie wohl ein seitliches Verschieben der Radula bei der Kaubewegung. Doch können sie einer Bewegung der Radula in der Längsrichtung dadurch in gewisser Weise folgen, daß ihre äußeren Seitenränder gelenkartig in Epithelfalten

an den Außenseiten des Zungenwulstes eingefügt sind. Hinten enden sie erst am Boden der Bukkalhöhle (Taf. 1, Fig. 4 *seipl*). Ganz vorn ist die Radula flach ausgebreitet (Taf. 2, Fig. 6 *rad*). Weiter nach hinten biegt sie sich rinnenförmig ein (Taf. 1, Fig. 5 *rad*) und senkt sich tief zwischen die Stützplatten hinab (Taf. 2, Fig. 8 *rad*). Unter dem Raduladeckel (Textfig. 9 *dec* und Taf. 1, Fig. 5) tritt sie schließlich in die Radulatasche ein. Die Radulatasche tritt aus der unteren Mitte des Pharynx aus und biegt sich zuerst etwas nach unten. Hier geht nach vorn hin die Aorta pedalis (Textfig. 6 *aor.ped*) von ihr aus. Dann wendet sie sich nach oben und entläßt von ihrer Oberseite aus zwei feine Blutgefäße (Textfig. 10 *art*) nach den Speicheldrüsen hin. Hierauf zieht sie in einem leichten Bogen nach links hinten, um da, wo die Aorta cephalica sich über sie hinwegstülpt, nach rechts vorn umzubiegen und oft eine Spiralwindung zu beschreiben. Diese Windung ist erst gut zu sehen nach Entfernung der äußeren Umhüllung der Radulatasche. Danach wird auch deutlich, daß die Oberseite der Radulascheide frei von Zähnen ist und von einer hellen weichen Masse ausgefüllt wird, die sich bis in das verdickte zweizipfelige Hinterende der Radulascheide erstreckt.



Textfig. 10. Radula von oben, herauspräpariert. Vergr. 6 mal.

Die einzelnen Teile der Radula und ihrer Scheide möchte ich nun von außen nach innen zu näher besprechen.

Eigenartig ist zunächst die Verbindung, welche die Aorta cephalica mit der Radulatasche eingeht. Man verfolgt dies am besten an Querschnitten von hinten nach vorn. Von der Herzkammer aus zieht nach vorn die Aorta cephalica als eine breite, innen von dünnem Endothel ausgekleidete Spalte im muskulösen Bindegewebe (Textfig. 22 *aor*). Sie läuft links neben dem Ösophagus her und sendet bald eine Zweigspalte unten in die Fußmuskulatur, die sich dort auflöst. (Textfig. 23 *aor'*). Erst weiter nach vorn bilden sich um die Aorta (Textfig. 22 *aor*) eine dicke Ringmuskelschicht und eine breite Schicht aus zelligen Bindegewebe aus. So zieht sie am Hinterende der Speicheldrüsen nach rechts über den Ösophagus hinüber (Textfig. 21, 20 *aor*). Auf weiter nach vorn gelegenen Schnitten tritt unter der Aorta die Radula auf,

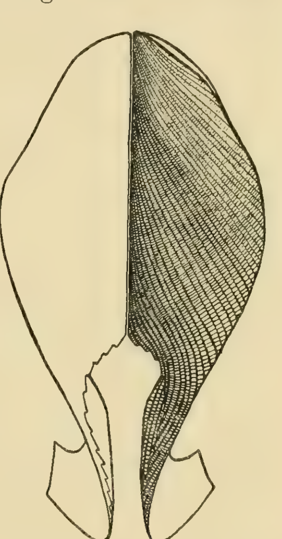
und zwar mit der Hinterseite der Umbiegungsstelle. Das raduläre Epithel ist nach außen hin von den schon auf S. 13 genannten Schichten umgeben. Dies sind eine innere Bindegewebs- und Muskelschicht und eine äußere Muskel- und Bindegewebsschicht. Die innere Bindegewebsschicht tritt erst weiter vorn deutlich als Umhüllung hervor. Im Hinterende der Radula ist sie über dem supraradulären Epithel stark verdickt (Taf. 2, Fig. 9 *pol*). Im übrigen ist sie zusammen mit der inneren Muskelschicht als feine Membran ausgebildet (Textfig. 14, Taf. 2, Fig. 9 *mu.int*). Deutlich dagegen lassen sich in der äußeren Schicht eine Muskel- und eine Bindegewebslage unterscheiden. Die beiden inneren Schichten habe ich oben von der allgemeinen Darmumhüllung abgeleitet und die äußere Muskelschicht dem Blutgefäßsystem zugerechnet, während die äußere Bindegewebsschicht alle in der Leibeshöhle gelegenen Organe umhüllt. Bald öffnet sich auch die Aorta von oben her zwischen die beiden Muskelschichten der Radulatasche, wobei ihre Muskel- und Bindegewebsschicht in deren zwei äußere Schichten übergehen (Textfig. 19 *big*). Diese beiden Schichten bilden eine gemeinsame Hülle für die übereinanderliegenden Querschnitte der Radula, die einzeln von der dünnen inneren Hüllschicht umgeben sind. Das feste Bindegewebspolster wird nach vorn hin schmaler, und zwischen der nun deutlichen inneren Muskelschicht und dem supraradulären Epithel tritt blasiges Bindegewebe auf. Auch das äußere Bindegewebe wird schmal und ist nur an den Seiten der Radulatasche blasig ausgebildet. — Für Blutflüssigkeit ist zunächst nur Raum da, wo oberer und unterer Radulaquerschnitt einander anliegen. Weiter nach vorn weichen innere und äußere Muskelschicht etwas auseinander, so daß eine spaltförmige Lakune entsteht (Taf. 2, Fig. 9 *sis*). Schließlich endet der obere Querschnitt der Radula und die Lakune kommt über die Radula zu liegen, wo sie einen weiten Hohlraum bildet. Von ihm zweigen oben seitlich die zwei feinen Gefäße ab, die an die Speicheldrüsen herantreten und deren Querschnitte neben dem Hauptausführgang in blasigem Bindegewebe liegen. Unten aus der Mitte oder rechts oder links seitlich von der Radulascheide löst sich die Aorta pedalis ab und zieht als flacher, blutgefüllter Hohlraum (Taf. 2, Fig. 11 *aor.ped*) unter der Radulatasche entlang nach vorn. Ihre Wand besteht aus einer breiten Ringmuskel- und einer blasigen Bindegewebsschicht. Vorn teilt sie sich in zwei Äste, deren jeder sich weiter verzweigt und zwischen den Pedalsträngen hinter der ersten

Pedalkommissur tief in die Fußmuskulatur eindringt (Taf. 1, Fig. 5 *aor.ped*). Die Radulaaorta selbst umgibt die Radula weiter bis zu ihrem Eintritt in den Pharynx. Hier zweigen von der inneren Muskelschicht die oberen Papilarmuskeln ab (Taf. 1, Fig. 1 und Taf. 2, Fig. 11 *pap.sup,mu.int*). Sie kreuzen einander innerhalb der Lakune und setzen oben an der Aortenmuskelschicht an. Das innere Bindegewebe füllt jetzt als fester, aus kleinen blasigen Zellen bestehender Pfropf (Taf. 2, Fig. 11 *big.int*) den Raum zwischen innerer Muskelschicht und supraradulärem Epithel (Taf. 2, Fig. 11 *sa.rad.ep*). Es dient den Zähnen wohl als Widerlager gegen den bei der Kaubewegung ausgeübten Zug. Das Anpressen dabei erfolgt wohl durch die Kontraktion des oberen Papillarmuskels. In der Mitte des Bindegewebspfropfes befindet sich ein kleiner Hohlraum, der auch mit Blut gefüllt ist. Über der Muskelkreuzung, an der Hinterwand des Pharynx, tritt das Bindegewebe in Massen von ähnlicher Beschaffenheit auf (Taf. 2, Fig. 11 *big.int'*). Es füllt zum Teil den Raduladeckel aus und die Falte, welche die hintere Bukkaltasche nach vorn unten von der Bukkalhöhle abtrennt, und zieht sich bis an die Ösophagusmündung hinauf. Der Lage nach entspricht es dem unpaaren Knorpel, den Lenssen (1899) bei Neritina fluviatilis angibt. — Die äußere Muskel- und Bindegewebsschicht der Radulatasche gehen in die äußerste Umhüllungsschicht des Pharynx über (siehe S. 14).

Die ganze Radulascheide liegt also innerhalb der Aorta cephalica, die über dem Pharynx einen Kopfsinus bildet. Man muß sich das so entstanden denken, daß zunächst eine kurze gerade Radulascheide hinten in einer Tasche der äußersten Pharynxschicht lag. Durch den Übergang zum Landleben und zu üppiger pflanzlicher Nahrung trat dann wohl eine Verlängerung der Radula und eine Ausstülpung der Tasche ein. Eine Verlängerung der Radula innerhalb eines geschlossenen Raumes muß man jedenfalls aus der Umbiegung und Aufrollung ihres Hinterendes annehmen. Dabei werden Gewebsspalten entstanden sein, die sich mit Blut von der Aorta cephalica her füllten und so groß wurden, daß die Radula in die Aorta verlagert erscheint.

Auch die übrigen Verhältnisse der Radula lassen sich auf Schnitten gut verfolgen. Zunächst die innerhalb der inneren Bindegewebsschicht gelegene Epithelschicht. Im Hinterende der Radula liegen in ihr die Odontoblasten. Schon bei Präparationen unter dem Binokular heben sie sich auf der Unterseite der

Radula durch dunklere Färbung von der übrigen Zellmasse ab, und zwar als V-förmiger Streifen, dessen Spitze nach vorn zeigt. Ich untersuchte sie weiterhin auf Sagittal-, Quer- und Horizontalschnitten. Die ersten stellte ich von in Wasser abgekochten und in 80 %igem Alkohol konservierten Tieren her und färbte sie mit Hämatoxylin Hansen und Bismarkbraun. Hierdurch färbten sich die Zähne nur ganz mattblau, die Kerne des Epithels und der Umhüllungsschichten dunkler blau, die Substanz der Umhüllungsschichten mattbraun. Auf den mit Hämatoxylin-Eosin gefärbten Quer- und Frontalschnitten färbten sich die Zähne mattrot, das Epithel mattblau, die Umhüllungsschichten mattrot. Die Odontoblasten heben sich vom übrigen subradulären Epithel nur durch bedeutende Länge und Schmalheit ab, sowie durch vakuolenreiches bis fein längsgestreiftes Plasma. Basal sind sie von einer deutlichen Basalmembran begrenzt. Sie sind zu soviel Gruppen zusammengefaßt, als Zähne in einer Querreihe liegen. Und zwar treten die Odontoblasten der seitlichen Zähne schon in den beiden Zipfeln des Radulaendes auf (Taf. 4, Fig. 22 *od*), während das Polster für den Rhachiszahn erst da liegt, wo die beiden Zipfel sich zu einem einheitlichen Raum vereinigt haben (Taf. 4, Fig. 24 *od*). Diese Anordnung ließ schon der äußerlich sichtbare Odontoblastenstreifen vermuten. Infolgedessen stehen auch die Zähne einer Querreihe in einem stumpfen Winkel, dessen Scheitel nach vorn gerichtet ist (Textfig. 9, 10, 12 *rad*). Aus diesem Grunde und dann auch, weil das Hinterende der Radula leicht gekrümmt ist, sind durch keine der drei Schnittlagen alle Odontoblastengruppen auf einmal in einem Schnitt zu bekommen.



Textfig. 11. Kiefer von vorn, herauspräpariert. Vergr. 20 mal.

Auf Taf. 4, Fig. 24 sieht man im Querschnitt die Odontoblasten des Rhachiszahnes und der inneren Lateralzähne, auf Taf. 4, Fig. 23 die des Rhachiszahnes, der inneren und äußeren Lateralzähne. Die Herkunft eines Zahnes von einer Gruppe von Zellen ist noch an einer feinen Streifung zu erkennen, die in den schon erhärteten Zähnen oft deutlicher hervortritt (Taf. 4, Fig. 21 *str*)

als in den noch weichen neugebildeten. Doch sind die jungen Zähne, wenn sie sich zufällig von den Odontoblasten losgelöst haben, durch eine Reihe von Sekretfäden noch mit ihnen verbunden, die ebenfalls die Abscheidung aus vielen Zellen deutlich machen. Kernteilungen waren weder hier noch in den dicht davor liegenden Zellen des subradulären Epithels zu beobachten. Weiter nach vorn ist dieses, wohl durch den Druck des über dem supraradulären Epithel eingeschobenen Bindegewebspfropfes, sehr viel niedriger. Doch konnte ich durch Kombination von Längs- und Querschnittbildern feststellen, daß bis an das Vorderende der Radula seine Zellen unter den einzelnen Zähnen höher sind, als unter den Zwischenräumen zwischen den Zähnen (Taf. 4, Fig. 21 *sb.rad.ep*). Viel höher und schmaler sind die Zellen des subradulären Epithels auch unter den Ansatzlinien der Seitenplatten an die Radula. Auch hier wieder treten Sekretfäden aus dem distalen Zellende aus, wenn sich die Cuticula zufällig abgehoben hat. Flach und eben dagegen ist das Epithel unter den Seitenplatten selbst ausgebildet. Hier wird denn auch seine Abstammung vom Bukkalhöhlenepithel besonders deutlich.

Im Hinterende der Radula schließt sich an die Odontoblasten nach oben hin das supraraduläre Epithel an. Seine Zellen sind sehr verschieden lang und zunächst zu breiten Gruppen zusammengefaßt, die zum Teil bis an die neugebildeten Zähne heranreichen. Im inneren Bau unterscheiden sie sich kaum von den Odontoblasten. Doch treten im distalen Ende der dem Lumen direkt anliegenden Zellen zahlreiche mitotische Kernteilungen auf (Taf. 4, Fig. 22 *kt*). Unter dem festen Bindegewebspfropf schon beginnt das supraraduläre Epithel, sich in langen schmalen Zipfeln tief zwischen die Zähne hinein zu strecken. Kernteilungen sind von hier ab nicht mehr zu sehen. Das Hineinpressen des Epithels zwischen die Zähne ist wohl ebenso eine Folge des von dem Bindegewebspfropf ausgeübten Druckes wie die plötzliche Erniedrigung des subradulären Epithels in dieser Gegend. Auf guterhaltenen Schnitten ist das subraduläre Epithel eng mit den Zähnen verbunden. Wenn es sich zufällig davon losgelöst hat, ist auch an seinem distalen Saum ausgetretenes Sekret in langen Fäden zu erkennen.

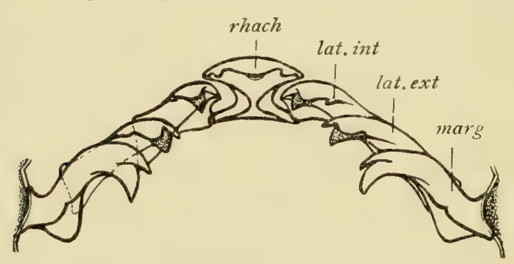
Zwischen dem subradulären Epithel und den Zähnen liegt eine Basalmembran. Als dicke Platte ist sie schon unter den neugebildeten Zähnen vorhanden. Wahrscheinlich scheidet also eine Odontoblastengruppe jedesmal einen Zahn und das zu ihm gehörige Stück Basalmembran aus. Möglich ist es immerhin, daß

auch die vor den Odontoblasten gelegenen Zellen an der Bildung der Basalmembran beteiligt sind, doch nimmt sie noch weiter nach vorn nicht mehr an Dicke zu. Zunächst ist sie ebenso mattgefärbt und homogen wie die neugebildeten Zähne selbst (Taf. 4, Fig. 22 z_2). Erst weiter nach vorn hin treten in den Zähnen Strukturen auf, die sich stark färben, so daß sich die Zähne deutlich von der helleren Basalmembran abheben. Nur vorn unter den Marginalzähnen färbt sich auch die Basalmembran dunkler (Taf. 4, Fig. 21 *bas.me*), mit Eosin z. B. leuchtend rot, wodurch ihre hier körnige Struktur deutlich hervortritt. Die Ränder der Basalmembran sind verdickt und ähnlich wie die Ränder der Kiefer (Taf. 3, Fig. 14) oder Seitenplatten gelenkartig in Epithelvertiefungen eingelassen. Da die dunklere Färbung sich an der Oberfläche der Basalmembran noch ein Stück nach deren Mitte zu erstreckt, kann auf seitlichen Längsschnitten der Eindruck einer zweischichtigen Membran hervorgerufen werden (Taf. 4, Fig. 21 *bas.me, bas.me'*). Auf medianen Längsschnitten oder Querschnitten dagegen konnte ich keine besondere Subradularmembran unterscheiden. Doch lockert sich nach vorn zu die Basalmembran selbst so stark auf, daß ganz am Vorderende der Radula eine obere und eine untere Schicht vorhanden sind, die durch einen weiten, nur durch einzelne Fasern überbrückten Zwischenraum voneinander getrennt sind. Ebenso wie das subraduläre Epithel zeigt die Oberfläche der Basalmembran regelmäßige Höcker. Auf Längsschnitten erscheint das als Wellenlinie, die vorn in der Radulatasche am deutlichsten ist (Taf. 4, Fig. 21 *bas.me'*).

Wie schon gesagt, werden die Zähne von den Odontoblasten gebildet, und zwar je ein Zahn von je einer Gruppe, wobei die seitlichsten Zähne am weitesten hinten in der Radulatasche abgeschieden werden. Wie die Bildung eines Zahnes im einzelnen verläuft, läßt sich nicht bestimmt sagen. Denn da das Hinterende der Radula gekrümmt ist, ist man über die Richtung, in der ein Schnitt einen Zahn getroffen hat, nie sicher. Doch läßt sich deutlich feststellen, daß sich die jüngeren Zähne von den älteren der Größe, der äußeren Form und der inneren Strukturierung nach unterscheiden. Ich beobachtete die Zähne auf Quer- und Längsschnitten und auch an der in Glyzerin ausgebreiteten Radula unter dem Mikroskop.

An der in Glyzerin ausgebreiteten Radula ist eine ganz geringe Breitenzunahme von hinten nach vorn zu beobachten. Die Zähne sind regelmäßig in Quer- und Längsreihen angeordnet

(Textfig. 10 *rad*). In einer Querreihe liegen sieben Zähne nebeneinander (Textfig. 12). Nach SIMROTH haben ja die Cyclophoriden, soweit bekannt, die typische Tänioglossenradula. Das heißt, in einer Querreihe liegen sieben derbe Zähne, im Gegensatz zu den Cypräen, bei denen einige Formen Anklänge an die Radula der Rhizidoglossen zeigen, z. B. durch die kammförmige Schneide der Marginalzähne, oder zu den Paludinen, deren Zähne durch eine feine Dentikulierung eine ähnliche Verschmelzung andeuten. Doch gilt für Cyclophorus ceylanicus statt der normalen Formel 2+1+R+1+2 die Formel 1+2+R+2+1, das heißt, der innere Marginalzahn gleicht dem Lateralzahn, weshalb ich ihn als äußeren Lateralzahn bezeichne (Textfig. 12 *lat.ext*). Die Querreihen bilden stumpfe Winkel, an deren nach vorn gerichtetem Scheitel der Rhachiszahn liegt. Die Zähne der Querreihen liegen dachziegelartig übereinander, wobei die Zähne der hinteren Querreihe ihre umgebogenen Spitzen über den Fußteil der vorderen Zähne hinüberschieben. Die Schneiden der Marginalzähne sind in je zwei Spitzen ausgezogen, die der Lateralzähne in je drei, die Schneide des Rhachiszahnes in fünf, außerdem ist sein Fuß durch Leisten verdickt (Textfig. 12). Im übrigen ändern sich von hinten nach vorn innere Struktur und Größe der Zähne. — Bei der in Glyzerin ausgebreiteten Radula sind die neugebildeten Zähne hell und strukturlos. Hieran schließt sich eine Partie dunkelgelber Zähne, die ungefähr $^1/_4$ der Radulalänge einnimmt. Sie liegen da, wo die Radula hinten umbiegt, und die Aorta cephalica sich über sie hinüberstülpt. Die Dunklerfärbung muß mit der Blutzufuhr in Zusammenhang stehen, denn nach vorn hin werden die Zähne wieder heller. Hier bilden sich dann an der Basis des Rhachiszahnes Leisten aus und an der Schneide des Rhachiszahnes und der vier Lateralzähne Kappen. — Auf Schnitten beobachtete ich ein gleichmäßiges Dunklerwerden der Zähne nach vorn hin, wobei je nach der Färbemethode die Änderung der inneren Struktur verschieden hervortrat. — Mit Hämatoxylin-Eosinersatz sind die jüngeren Zähne mattrot gefärbt, die älteren



Textfig. 12. Querreihe von Radulazähnen. Vergr. 54 mal.

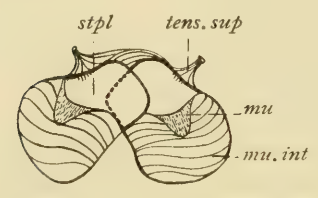
leuchtend karminrot. Die Umfärbung kommt vielleicht durch Sekretaufnahme vom oberen Epithel her zustande, da die zwischen dem unteren Epithel und den Zähnen gelegene Basalmembran sich nicht dementsprechend umfärbt. Oder sie beruht auf innerer Verfestigung der Zahnsubstanz. Die dunklere Färbung ist auf den Zahnkern beschränkt. Der kaum gefärbte Zahnrand ist bei den hinteren Zähnen sehr schmal, bei den vorderen aber breiter. — Mit Hämatoxylin-Eosin sind die jungen Zähne mattblau gefärbt und homogen, die älteren zeigen auf mattblauem Grunde dunkelblaue Strukturen, einen hellen Rand und manchmal im Innern dunkelrot gefärbte Längsbänder. Teile des Rhachiszahnes haben keinen Farbstoff aufgenommen und sind leuchtend gelb geblieben. — Mit Hämatoxylin-van Gieson färben sich die jungen Zähne hell karminrot, die älteren zeigen auf leuchtend gelbem Grunde im Inneren dunkle gelbrote Streifung (Taf. 4, Fig. 21*str*) und einen feinfaserigen dunkelblauen Rand (Taf. 4, Fig. 21*fa*).

Eine Größenzunahme der Zähne nach vorn hin ist ebenfalls deutlich zu beobachten. Bei der in Glyzerin ausgebreiteten Radula setzen sich außerdem von der Region der dunklen Zähne an den Spitzen der Zähne gekörnelte Kappen auf (Textfig. 12). Von hinten nach vorn treten sie zuerst bei den äußeren, dann bei den inneren Lateralzähnen auf, zuletzt beim Rhachiszahn. Die Marginalzähne sind frei davon. Auch die Kappen nehmen nach vorn hin an Größe zu. Der Abnutzung fallen sie zuerst anheim, erst nach ihnen wird die eigentliche Zahnsubstanz angegriffen. Mit Kappen sind versehen die drei Mittelspitzen des Rhachiszahnes und alle Spitzen der Lateralzähne. Von der Region der dunkleren Zähne an erscheint außerdem um die einzelnen Zähne herum eine schmale durchsichtige Schicht. — Diese durchscheinende Schicht war neben einer direkten Größenzunahme auch an den Zähnen der Schnittpräparate zu beobachten. Und zwar trug sie hier am Außenrande oft noch feine blaugefärbte Fasern.

Aus diesen Beobachtungen an der Radula von Cyclophorus ceylanicus glaube ich nun, in Bezug auf das Vorrücken und auf die Fertigstellung der Zähne den bisherigen Untersuchungsergebnissen über die Radula der Gastropoden einiges hinzufügen zu können. Diese beiden Punkte sind wegen ihres mehr oder weniger hypothetischen Charakters bisher am wenigsten geklärt worden. Eine eingehende Übersicht über die bis 1903 erschienenen Arbeiten über die Molluskenradula gibt Schnabel (1903). Ich will mich daher darauf beschränken, das bei Cyclophorus ceylanicus gefundene mit

dieser Übersicht und SCHNABELS eigenen Untersuchungen zu vergleichen und bei einigen Punkten noch auf die 1907 erschienene Arbeit von J. SOLLAS und die 1912 erschienene Dissertation von K. BECK hinzuweisen.

Das Vorrücken der Radula geschieht nach SEMPER durch periodische Häutungen. KÖLLIKER nimmt als Ursache den Druck der umgebenden Muskelmasse und zerrende Freßbewegungen an, TROSCHEL die immerwährende Neubildung von Zähnen vom Odontoblastenpolster aus. Während nach ihm aber die Basalmembran dabei über die Submembran hinweggleitet, nehmen RÜCKER, RÖSSLER, BLOCH und ROTTMANN zwar auch als Ursache den Nachschub neugebildeter Zähne an, halten aber ein Vorrücken nur im Zusammenhang mit den umgebenden Geweben für möglich. Während aber nach RÜCKER die umgebende Muskulatur und die vom oberen Epithel gebildeten Sperrhaken beim Vorschieben die Hauptrolle spielen, sind nach RÖSSLER die kutikularen Sperrhaken nur mitbeteiligt.



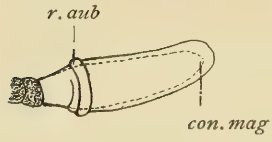
Textfig. 13. Stützplatten von oben, herauspräpariert. Vergr. 6mal.

Nach RÖSSLER bildet dasselbe Odontoblastenpolster alle Zähne einer Längsreihe. RÜCKER, BLOCH und ROTTMANN nehmen einen Ersatz der Odontoblasten aus der hinter ihnen gelegenen Zellmasse an, und zwar BLOCH nach mehrmaliger, RÜCKER und ROTTMANN nach einmaliger Sekretion. Aus der Prüfung ihrer Arbeiten kommt SCHNABEL zu folgender Ansicht: „Auf Grund vorstehender Darstellung ergibt sich also wohl als wahrscheinlichste Hypothese die von ROTTMANN vertretene, daß ein Vorschieben der Radula nach vorn und ein Vorrücken der Zähne allein auf das Fortrücken der sie erzeugenden Zellen, der Odontoblasten, zurückzuführen ist, und daß die Odontoblasten regelmäßig nach einmaliger Sekretion durch frische ersetzt werden".

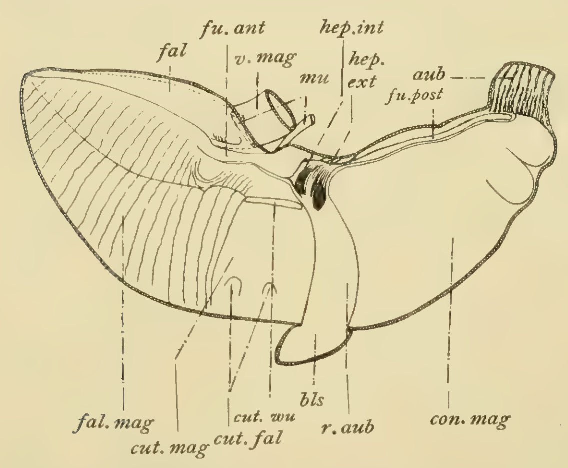
Er selbst kommt zu demselben Ergebnis bei Pulmonaten und Paludina vivipara, ohne aber einen direkten und sicheren Beweis führen zu können. Eine Bestätigung für die Richtigkeit der Hypothese gewinnt er erst durch das Studium der Pteropoden. Auch hier unterscheiden sich die Odontoblasten vom übrigen Epithel durch bedeutendere Größe und größere Kerne, daneben umgekehrt wie bei den Pulmonaten durch dunklere Färbung von Kern und Plasma. Auch das Plasma der dahinterliegenden Zellen

ist dunkler gefärbt. Am wichtigsten jedoch ist das Verhalten des subradulären Epithels. Seine Oberfläche ist wellenförmig und zwar dadurch, daß es in lauter einzelne Polster zerteilt ist. Er weist hier noch auf die Textfig. 8, 10, 11 der RÖSSLERschen Arbeit hin und vermutet, daß hiernach bei den Opisthobranchiern vielleicht ein ähnliches Verhalten vorliege wie bei den Pteropoden, doch sage RÖSSLER nichts Näheres über den von ihm dargestellten wellenförmigen Verlauf des Epithels aus. — J. SOLLAS erklärt sich, ohne näher auf diese Fragen einzugehen, für ein Vorrücken der Radula im Zusammenhang mit dem unteren Epithel, sowie einen Erzatz der Odontoblasten nach einmaliger Sekretion und ihren allmählichen Übergang in das subraduläre Epithel. — BECK schließt sich entschieden RÖSSLERS Ansicht an. Nach ihm werden alle Zähne einer Längsreihe von derselben Odontoblastengruppe gebildet. Über das Vorrücken der Radula sagt er nichts aus. — Für die Radula von Cyclophorus ceylanicus kann man ein Vorrücken der Radula im Zusammenhang mit dem subradulären Epithel wohl bestimmt annehmen. Bei RÖSSLER (1885 S. 466) nämlich fand ich in bezug auf das subraduläre Epithel von Paludina noch folgende Bemerkung: „Diese beiden, die Zähne tragenden Chitinplatten (gemeint sind Basal- und Subradularmembran) zeigen gewöhnlich ziemlich regelmäßige Querfalten, weil die Zähne, wie die Radula von Littorina gut erkennen läßt, um ca. 90° aus ihrer ursprünglichen Lage, parallel dem Odontoblastenpolster, gedreht worden sind und dabei die anfangs horizontale Lagerung der Membran gestört haben. Sogar das darunterliegende Epithel zeigt Spuren eines Druckes, der auf die Drehung der Zähne zurückzuführen ist.“ Außerdem bildet er das basale Epithel zum Teil wellig ab auf Textfig. 14, 15 und 17, das ist bei Paludina vivipara und Patella vulgata, weist jedoch nicht weiter darauf hin. Jedenfalls kann hiernach der wellenartige Verlauf der Basalmembran und des subradulären Epithels als eine bei Gastropoden allgemeinere Erscheinung angesehen werden. Es fragt sich aber, ob er, wie RÖSSLER meint, auf den durch die Zahndrehung hervorgerufenen Druck zurückzuführen ist, oder ob die Zellpolster des subradulären Epithels als vorgeschobene Odontoblastenpolster anzusehen sind. SCHNABEL sagt hierüber bei Pteropoden: „Ein Hingleiten der Radula, die sich vollkommen der welligen Oberfläche des basalen Epithels anschmiegt, über dieses erscheint hier recht wenig annehmbar, vielmehr hat man hier durchaus den Eindruck, daß die betreffenden Radulapartien zu den darunter-

liegenden Zellenpolstern gehören, und daß diese zugleich mit ihnen vorrücken. Die einzelnen Polster des basalen Epithels erscheinen alsdann als lauter ausgenutzte Odontoblastenpolster. Da hier sicher das ganze Polster auf einmal vorrückt, so ist es andererseits auch klar, daß die Odontoblasten nur zu einmaliger Sekretion gelagen.“ — Bei Cyclophorus ceylanicus fand ich nun 1. daß subraduläres Epithel und Basalmembran nicht eine den Querreihen der Zähne entsprechende Wellung, sondern einen regelmäßig höckerigen Verlauf zeigen. Das spricht gegen die Ansicht, daß die Unebenheiten durch die Drehung der Zähne zustande gekommen sein sollen; 2. daß die unter einem Zahn gelegenen Polster höherer Zellen jedesmal eng mit dem dazugehörigen Stück Basalmembran verwachsen sind (Taf. 4, Fig. 21 *sb.rad.ep*); 3. daß die Seitenränder der Basalmembran fast stets fest mit dem subradulären Epithel verbunden bleiben, wenn auch die Membran selbst sich leicht von dem Epithel ablöst. — Eine weitere Stütze dafür, daß die Zähne im Zusammenhang mit der Basalmembran und dem subradulären Epithel vorrücken, ist, daß der Subradularhöcker als Bildung aufgefaßt werden könnte, die zum Teil wenigstens von dem am Vorderende der Radula freiwerdenden subradulären Epithel samt der unteren Schicht der Basalmembran herrührt. Jedenfalls haben, soweit ich es in der Literatur verfolgen konnte, diejenigen Gastropoden, bei denen ein wohlausgebildeter Subradularhöcker beschrieben wird, z. B. Fissurella, Acmaea fragilis, Helcioniscus ardosiaeus, auch eine auffallend lange



Textfig. 14. Kristallstiel, herauspräpariert. Vergr. 3½ mal.



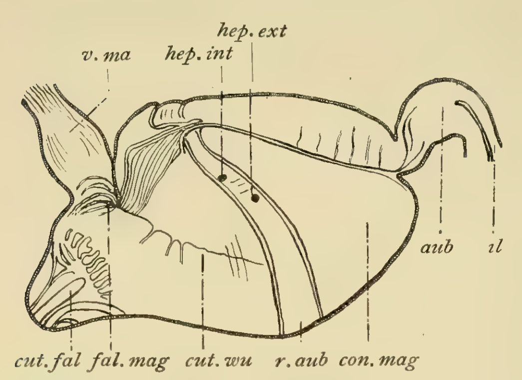
Textfig. 15. Mageninneres von C. c., durch einen Schnitt längs der Innenkrümmung geöffnet. Vergr. 3½ mal.

Radula; während umgekehrt z. B. Paludina vivipara und Cyclostoma elegans keinen Subradularhöcker und eine verhältnismäßig kurze Radula haben- Starke Abnutzung der Radula würde also einerseits bezeichnet durch die große Menge der Ersatzzähne und andererseits durch die Menge des schon vorgeschobenen verbrauchten subradulären Epithels. Es spricht noch nicht gegen diese Annahme, daß nur die Mitte des Zungenwulstes vorn stark gefaltet ist, da ja die Seitenplatten infolge ihrer geringeren Inanspruchnahme auch nicht in dem Maße vorgeschoben zu werden brauchen, wie die Radula selbst.

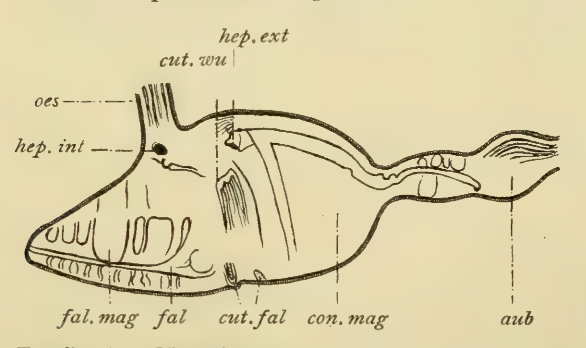
Dagegen vermag ich nicht zu entscheiden, ob und wie oft die Odontoblasten aus dem dahinterliegenden supraradulären Epithel ersetzt werden, ob also die Zellpolster unter den Zähnen als vorgeschobene Odontoblastenpolster anzusehen sind. Man sollte es aber daraus annehmen, daß die hinter den Odontoblasten gelegenen Zellen zahlreiche in Teilung befindliche Kerne aufweisen, während solche in den vor den Odontoblasten liegenden Zellen nicht vorkommen. Hier aber müßten neue Zellen erzeugt werden, wenn man annehmen wollte, daß wohl das ganze subraduläre Epithel im Zusammenhang mit der Basalmembran vorrückt, die Odontoblasten dagegen an ihrem Platze verharren. Nimmt man aber ein Vorrücken auch der Odontoblasten an, das heißt, sieht man die Polster im subradulären Epithel als vorgeschobene Odontoblastenpolster an, so muß man einmal, wie es SCHNABEL tut, einen Ersatz der Odontoblasten nach einmaliger Sekretion, andererseits aber auch einen Ersatz des ganzen Polsters auf einmal annehmen. Unklar bleibt mir, wie SCHNABEL das Vorrücken des ganzen Polsters auf einmal und den Ersatz der Odontoblasten nach einmaliger Sekretion mit einem zellenweisen Ersatz vereinigen kann.

Was nun die Fertigstellung der Zähne betrifft, so handelt es sich hier darum, ob vom supraradulären Epithel nachträglich eine Sekretschicht auf sie abgelagert wird oder nicht. Eine Schmelzauflagerung nehmen an: RÜCKER (1883), RÖSSLER (1885), SHARP (1883), BLOCH (1896), während ROTTMANN (1901) und SCHNABEL (1903) sie durchaus zurückweisen. RÖSSLER und BLOCH sehen als Ursprungsstätte für die Schmelzabsonderung follikelartige Gruppen des supraradulären Epithels an, die sich zwischen die Zähne hineinziehen, und zwar sollen sie nach BLOCH nur der Rückenseite der Zähne Schmelz auflagern. RÖSSLER unterscheidet den Zahnkern dadurch noch besonders von der

Schmelzschicht, daß er anisotrop ist, während die Schmelzschicht isotrop ist und Farbstoffe schwer annimmt. Rottmann und Schnabel führen dagegen an, daß 1. die Zähne beim Abheben vom Odontoblastenpolster bereits vollständig fertig gebildet seien; 2. eine Sekretion von seiten der oberen Epithelzellen niemals wahrzunehmen sei; 3. der Zahn niemals von einer Glasur umgeben, sondern stets von einer dunklen Kontur scharf begrenzt sei; 4. die älteren Zähne im Vergleich mit den neugebildeten keine Größendifferenz aufweisen. — Die Unterschiede von den Befunden der älteren Autoren werden auf ungeeignete Färbung und Konservierung zurückgeführt. J. Sollas (1907) schließlich nimmt für Docoglossen eine nachträgliche Vergrößerung des Zahnes durch eine Schmelzschicht an. Einmal, weil das supraraduläre Epithel dicht an die Zähne anschließe und im vorderen Teile der Radulatasche zwischen die Zähne ein kutikulares Sekret absondere und dann, weil auf den älteren Zähnen eine nicht färbbare Schmelzschicht auftritt, die schließlich fast den ganzen Zahn erfüllt. Sie soll nicht durch Apposition, sondern durch Intussuszeption entstehen, worüber jedoch nichts Näheres gesagt wird. Beck (1912) schließt sich dieser Ansicht von Miß Sollas an. Auch er beobachtete Veränderungen der Zähne und der Basalmembran nach vorn hin und im vorderen Teile der Radula-



Textfig. 16. Mageninneres von Pal. viv., durch einen Schnitt längs der Innenkrümmung geöffnet. Vergr. $3^1/_2$ mal.



Textfig. 17. Mageninneres von Cycl. el., durch einen Schnitt längs der Innenkrümmung geöffnet. Vergr. $3^1/_2$ mal.

scheide eine die Zähne fest umhüllende Cuticula. — Für Cyclophorus ceylanicus möchte ich eine nachträgliche Vergrößerung der Zähne durch Sekretauflagerung vom supraradulären Epithel her annehmen, obgleich ich mein Material nicht nach der ROTTMANN-SCHNABELschen Methode färben konnte. Denn 1. bilden die Zellen des supraradulären Epithels follikelartige Zellgruppen, die sich von der Gegend des oberen Muskelpolsters an zwischen die Zähne schieben und ihnen ringsum fest angepreßt sind. 2. Da, wo das supraraduläre Epithel sich zufällig von den Zähnen losgelöst hat, sind an seinem distalen Ende Fäden ausgetretenen Sekretes zu erkennen und an den Zähnen ein mattblau gefärbter faseriger Rand, der wohl Reste der Sekretfäden und der Zellen selbst darstellt. 3. Bei älteren Zähnen ist deutlich eine kaum gefärbte Außenschicht von einem dunklen Zahnkern zu unterscheiden. 4. Auf Glyzerinpräparaten ist sowohl eine Größenzunahme der Zähne von hinten nach vorn, als auch ein Besatz der vorderen mit Kappen zu bemerken.

C. Ösophagus.

a) Schlundtaschen.

An der Grenze von Pharynx und Ösophagus liegen symmetrisch zum Ösophagus zwei ungefähr bohnenförmige Taschen, die mit einem etwas engeren Teil jederseits in die Unterwand des Ösophagus einmünden. Es sind die Schlundtaschen (Textfig. 6 und Taf. 1, Fig. 4 und Taf. 2, Fig. 9 *sch.ta*). Außen setzt an ihnen der hintere Bulbusprotraktor (Textfig. 6 und Taf. 1, Fig. 1 *prot.post*) mit dem hintersten seiner drei Äste an. Die Taschen sind von einer derben muskulösen Haut umschlossen, während ihre Innenwand in tiefen Zotten gegen das Lumen hin vorspringt (Taf. 2, Fig. 9 *sch.ta*).

Die derbe Außenhaut zeigt sich auf Schnitten als Bindegewebsschicht, die von zahlreichen Ring- und Längsmuskelfasern durchzogen wird. Sie ist also als Verstärkung der äußeren Bindegewebs- und Muskelschicht des Darmes aufzufassen und dient wohl zur Auspressung der vom Epithel der Schlundtaschen abgesonderten Stoffe. Bindegewebe bildet die Zotten der Innenwand. Nach dem Lumen zu sind die Zotten von einem flachen kubischen Epithel überzogen. Seine Zellen haben blaßblau gefärbtes Plasma und große Kerne und machen den Eindruck von Drüsenzellen. Da man in den Schlundtaschen kein deutliches Sekret antrifft, handelt es sich vielleicht um ein fermentproduzierendes Organ.

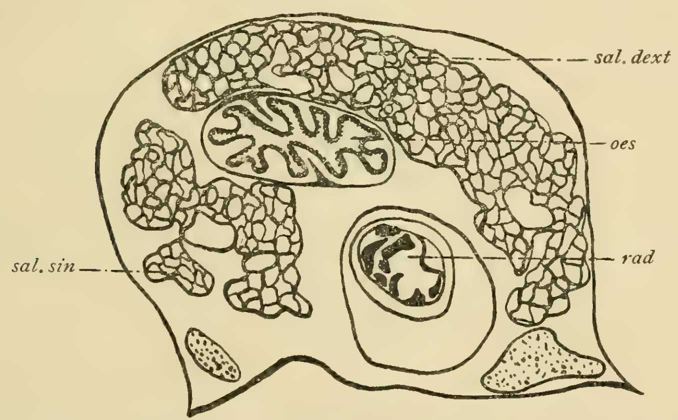
Sie münden da, wo die dorsalen Bukkaltaschen in den Ösophagus übergehen. So ist ihr Epithel vorn scharf gegen das der Bukkaltaschen, hinten gegen das des Ösophagus abgesetzt (Taf. 1, Fig. 4 *sch.ta*).

b) Ösophagus.

Oben aus der hinteren Mitte des Pharynx geht nach hinten hin der Ösophagus ab (Textfig. 1, 6 *oes*). Und zwar sieht man schon von den Kiefern aus oben in der Mitte des Pharynx einen dünnhäutigen, daher dunkleren Streifen nach hinten gehen, der von zwei hellen Linien begrenzt ist. Dieser Streifen kann durch die an ihm ansitzenden mittleren oberen Protraktoren (Textfig. 6, 7 *prot.med.sup*) taschenartig nach vorn ausgezogen sein (Textfig. 7 *ta*). Vom Pharynx aus zieht der Ösophagus zunächst als gleichmäßig rundes Rohr nach hinten (Taf. 2, Fig. 9 *oes*), tritt durch die zwerchfellähnliche Scheidewand in den hinteren Teil der Leibeshöhle ein und erweitert sich schließlich zum Vormagen (Textfig. 3, 25 *v.mag*). In seiner Wand (Textfig. 19 *oes*) ist ein System von Längsstreifen zu erkennen, die von rechts nach links hinüberziehen. Schneidet man Pharynx und Ösophagus längs auf, so sieht man, daß makroskopisch eine Grenze zwischen beiden nicht gut zu ziehen ist. An der Decke des Pharynx könnte als Anfang des Ösophagus der Mittelstreifen angesehen werden, der zu beiden Seiten von den dicken, in die Bukkalhöhle vorspringenden Bindegewebspolstern (Textfig. 8 *dr.ep*) begrenzt wird, die äußerlich als helle Linien sichtbar waren. Nach hinten hin geht der Streifen dadurch in den eigentlichen Ösophagus über, daß Längsstreifen in ihm auftreten. Auf der Ventralseite ist der Ösophagus für die Lupenbetrachtung durch einen feingefalteten Wulst, eine Zungenklappe (Textfig. 8 und Taf. 2, Fig. 10 *wu*) gegen den Pharynx abgesetzt. Die Längsfalten, die den Ösophagus bis zum Vormagen hin durchziehen, sind vorn sehr regelmäßig angeordnet, nach hinten hin werden sie flach und undeutlich. Immerhin konnte ich an ihnen auf Querschnitten die Drehung des Ösophagus feststellen, indem ich von vorn nach hinten die Verlagerung der großen dorsalen und ventralen Längsfalte verfolgte (Taf. 2, Fig. 9 und Textfig. 18—25 *oes*). Auf Textfig. 18—25 habe ich die beiden Falten durch Striche zwischen den Außenwänden kenntlich gemacht. Die dorsale Falte kommt schließlich auf die rechte Seite zu liegen, die Drehung der Ösophagusdecke beträgt also im Sinne des Uhrzeigers 45°. Die ventrale Falte verschiebt sich noch etwas weiter nach links oben, wandert aber

nach hinten zu wieder etwas nach unten, so daß auch der Ösophagusboden beim Übergang in den Vormagen um etwa 45° gedreht ist. Die Drehung ist zwar auch unter der Lupe am geschlossenen Ösophagus (Textfig. 3 *oes*) zu verfolgen, aber nicht so genau wie an Schnitten. Die Schlundtaschen nehmen noch nicht an ihr teil, wohl aber die Speicheldrüsen (Textfig. 1 und 18—25 *sal*).

Mikroskopisch läßt sich der Ösophagus etwas schärfer gegen den Pharynx hin abgrenzen, als makroskopisch. Als Anfang des Ösophagus nämlich kann man die Stellen bezeichnen, an denen flimmertragendes Drüsenepithel auftritt. Hiernach beginnt der Ösophagus am weitesten vorn auf der Ventralseite. Hier nämlich tritt das eigentliche Ösophagusepithel schon an der Hinterwand



Textfig. 18—25. Drehung des Ösophagus und Übergang der Aorta cephalica in die Radulatasche.
Textfig. 18. Querschnitt durch den Vorderteil von Ösophagus und Radulatasche. Vergr. 15 mal.

der hinteren Bukkaltasche auf (Taf. 1, Fig. 5 *post.buc.ta*). Auch die Innenseiten der Bindegewebspolster tragen ungefähr von der Mündung der Speicheldrüsen an schon Flimmern (Taf. 2, Fig. 8 *fl.ep*), doch sitzen diese noch ursprünglichem Bukkalhöhlenepithel auf. Am weitesten nach hinten erstreckt sich das ursprüngliche Bukkalhöhlenepithel auf der Dorsalseite des Ösophagus. Als geschlossenes Rohr hat er zunächst den auf Taf. 2, Fig. 10 angegebenen Querschnitt, schließt also noch Teile flimmerlosen drüsigen Pharynxepithels in Gestalt der dorsalen Bukkaltaschen ein. Erst hinter der Mündung der Schlundtaschen nimmt er den Querschnitt an (Taf. 2, Fig. 9 *oes*), den er im ganzen bis zum Vormagen beibehält und ist nun ganz von Ösophagusepithel ausgekleidet. Die dorsalen Bukkaltaschen sind noch als Vertiefungen und die Binde-

gewebspolster als Vorwölbungen seiner Wandung erhalten, während sich aus der ebenen Decke und den tiefeingeschlagenen Falten der Ventralseite je eine deutliche Vorwölbung gebildet hat. — Das Ösophagusepithel gleicht dem Epithel der Hauptausführgänge der Speicheldrüsen darin, daß es viele gefüllte Schleimzellen enthält, was besonders auf Schnitten hervortritt, die mit Bismarkbraun gefärbt sind. Dagegen fehlen ihm die Stützzellen; es besteht nur aus Drüsenzellen in den verschiedensten Sekretionsstadien, die außerdem einen kurzen Stäbchen- und einen langen Flimmersaum tragen. Diese Säume sind auch am Grunde der Falten vorhanden, und zwar durch den ganzen Ösophagus hindurch. Die Zellen sind gewöhnlich schmal und haben feinkörniges, mit Eosin mattrot gefärbtes Plasma, das distal vom Kern zuweilen feine, hellgelbe Körnchen enthält. Die mit Schleim erfüllten Zellen dagegen sind becherförmig ausgebuchtet, haben helles Plasma und dunkelblaue Wabenkonstruktur und enthalten je nach dem Sekretionszustand feinkörnigen mattblauen bis homogenen dunkelblau gefärbten Schleim. Hierdurch sind die Kerne ganz an das basale Ende gedrängt worden und haben eine unregelmäßige Gestalt angenommen. In den Zellen, die eben ihren Schleim entleert haben, rundet sich der Kern wieder ab und wandert wieder bis zur Zellmitte. Am basalen Ende grenzt das Epithel an eine innere Bindegewebsschicht oder direkt an die Ringmuskelschicht (Taf. 4, Fig. 26 *mu*). Außen von dieser ist die Längsmuskelschicht bündelweise in die äußere Bindegewebsschicht eingelagert. In die Längsfalten treten die beiden äußeren Schichten nicht mehr mit ein. — Im Lumen des Ösophagus fand ich stets nur fädige, mit Hämatoxylin dunkelblau gefärbte Schleimmassen. — Hinten geht das Ösophagusepithel ziemlich schnell in das des Vormagens über.

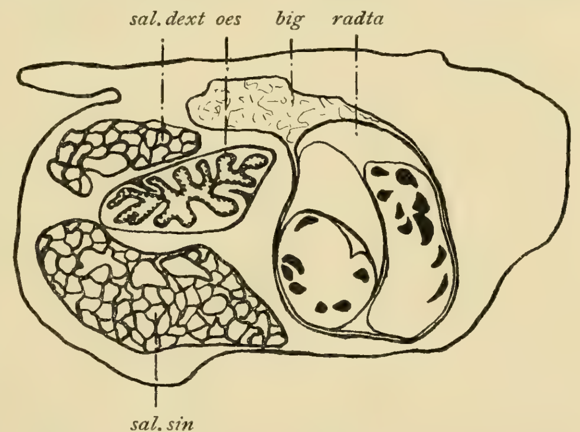
D. Magen.

a) Magen.

Der Vormagen (Textfig. 2 *v.ma*) liegt ganz im hinteren Abschnitt der Leibeshöhle. Er bildet die gerade Fortsetzung des Ösophagus nach hinten, dreht sich aber nicht weiter um sich selbst. Auf seiner rechten Oberseite laufen die breiten Streifen des Ösophagus weiter, indem sie noch breiter und flacher werden. Die Wand seiner linken Unterseite dagegen ist stark vorgewölbt und zeigt eine längsverlaufende feine Äderung. So ist das Lumen des Vormagens viel weiter als das des Ösophagus. In den noch

weiteren eigentlichen Magen geht der Vormagen ganz allmählich über, und zwar so, daß er noch ein Stück an dem nach rechts aufgerollten Blindsack des Faltenmagens (Textfig. 3 *fal.mag*) entlang zu laufen scheint. Wegen dieses allmählichen Überganges, dann auch wegen seines Inhaltes — feinkörnige weiße Sekretmassen wie im Blättermagen — rechne ich diesen Darmteil nicht dem Ösophagus, sondern dem Magen zu und bezeichne ihn als Vormagen.

Hierfür spricht auch der Aufbau seiner Innenwand. Bis auf die Längsfalten an der linken Oberseite ist sie glatt. Das Epithel ist ein einheitliches ungefähr gleich hohes Flimmerepithel ohne Schleimzellen. Die Epithelzellen gleichen im allgemeinen den schmalen Ösophaguszellen, doch zeigt ihr Plasma eine feine Wabenstruktur und die Zellkerne liegen im basalen Drittel. Da das Lumen des Vormagens von Sekretmassen angefüllt ist, halte ich die Zellen für Sekretzellen. Außer dem langenFlimmersaum sitzt den Zellen ein kurzer Stäbchensaum auf.



Textfig. 19. Querschnitt durch Ösophagus und Radulatasche am Hinterende der Speicheldrüsen. Vergr. 15 mal.

Der eigentliche Magen liegt als weites gekrümmtes Rohr (Textfig. 4 und Taf. 1, Fig. 2) in der vordersten Körperwindung. Von hier aus zieht nur der Faltenmagen (Textfig. 4 und Taf. 1, Fig. 2 *fal.mag*) nach rechts weit in die folgende Körperwindung hinauf, der übrige Magen zieht nach links oben und biegt nach vorn um. Diese Umknickung ist nach Simroth (1896—1907, S. 541) für die einfachen Prosobranchier, wie Cypraea und Conus, charakteristisch. Dabei soll, wohl durch mechanische Stauung, die Umbiegungsstelle zum Magen ausgeweitet worden sein, und die obere Leitrinne, die sich durchweg am besten erhält, im hinteren Schenkel auf die Unterseite zu liegen kommen. Durch die Torsion des Körpers können freilich Verschiebungen eintreten. —

Der Faltenmagen wird nach dem blinden Ende zu spitzer. Auf der Außenseite wird er durch tiefe Querfurchen in wulstartige Falten zerlegt, die auf der Innenseite (Textfig. 3, 4 *fal.mag*) an zwei Längslinien entlang enden. Von der unteren gehen nach der entgegengesetzten Seite noch feine Querfurchen aus. — Der auf den Faltenmagen folgende Cuticularmagen (Textfig. 4 und Taf. 1, Fig. 2 u. 3 *cut.mag*) hebt sich äußerlich nicht ab, wohl aber die hinter ihm liegende ringförmige Ausbuchtung (Textfig. 3, 4 und Taf. 1, Fig. 2 u. 3 *r.aub*). Sie zieht von innen her oben um den Magen herum, um an seiner Außenseite in einem Blindsack zu enden (*bls*), der sich nach unten innen um den Magen herumbiegt.

Der Cuticularmagen und die ringförmige Ausbuchtung haben glatte Wände, ebenso zunächst der folgende konische Magenabschnitt (Textfig. 4 und Taf. 1, Fig. 2 *con.mag*). Er wird aber nach hinten sehr schnell enger und zeigt dann auf der Außenseite ebenfalls tiefe Querrinnen. An dieses scharf umgebogene Ende setzt eine kleine Ausbuchtung an (Textfig. 4 und Taf. 1, Fig. 2 *aub*), die ähnlich wie der Vormagen einseitig vorgewölbt ist und auch in der Wandung ähnliche Reliefbildung zeigt.

Erst wenn man den Magen durch einen Längsschnitt öffnet, wird seine Sonderung in fünf Abschnitte recht deutlich. Der Faltenmagen zeigt auch von innen die regelmäßigen Querfurchen (Textfig. 15 *fal.mag*), die hier weit in das Lumen vorspringen. Der Teil des Faltenmagens, der außen als Fortsetzung des Vormagens an ihm entlang zu laufen schien, gibt sich am aufgeschnittenen Magen als Falte zu erkennen (Textfig. 15 *fal*), die tief nach innen eingeschlagen ist, und das Lumen des Faltenmagens in einen engen und einen weiten Längsabschnitt teilt. In den engen Abschnitt mündet der Vormagen ein, die Nahrung muß also erst den engen, dann den weiten Abschnitt passieren, ehe sie in den Cuticularmagen eintreten kann. An der Grenze gegen den Cuticularmagen enden die tiefen äußeren Querfalten plötzlich. Die feinen inneren sind an der Mündung des Vormagens halbkreisförmig angeordnet, laufen dann aber wieder den tiefen Falten parallel und enden mit ihnen in einer Linie. — Den dritten Magenabschnitt nenne ich Cuticularmagen (Textfig. 15 *cut.mag*), da seine glatte Wandung von einer im ganzen abhebbaren Cuticula überzogen ist. In der Fortsetzung der Längslinie, zu deren beiden Seiten die Querfalten entspringen, verdickt sich die Cuticula zu einem kammartig in das Lumen vorspringenden Wulst

(Textfig. 15 *cut.wu*), der bis zur ringförmigen Ausbuchtung hinzieht. Ihm gegenüber bildet die Cuticula noch zwei kleine plattenartige Falten (Textfig. 15 *cut.fal*). Außerdem ziehen von der Vormagenmündung aus an der Innenseite des Cuticularmagens entlang zwei Längsfalten, die zusammen eine Furche einschließen (Textfig. 15 *fu.ant*). Die vordere, auf der Abbildung obere Falte verstreicht sehr bald, nachdem nach außen hin einige feine Querfalten von ihr ausgegangen sind. Die hintere, auf der Abbildung untere, läuft dem Cuticularwulste parallel und verstreicht erst an der ringförmigen Ausbuchtung vor den Lebermündungen. — Die ringförmige Ausbuchtung fasse ich mit dem Blindsack als vierten Magenabschnitt zusammen (Textfig. 15 *r.aub*, *bls*). Ihre Wandung ist glatt, aber nicht von Cuticula überzogen. Hinten auf der Innenseite münden die beiden Lebergänge (Textfig. 15 *hep.int*, *hep.ext*) in die Ausbuchtung. Beide liegen dicht nebeneinander, der des inneren Leberlappens etwas nach vorn oben. Von beiden Mündungen her strahlen viele feine Fältchen in eine breite Furche aus, die von zwei Falten eingeschlossen wird (Fig. 15 *fu.post*). Die rechte, auf der Abbildung obere Falte beginnt schon vor der ringförmigen Ausbuchtung, die linke erst an deren hinterem Rande. Die Furche durchzieht den ganzen fünften Magenabschnitt auf der Ventralseite und endet blind vor der auf ihn folgenden hinteren Ausbuchtung. Den fünften Magenabschnitt bezeichne ich als konischen in Anlehnung an GARNAULTS (1887) Benennung bei Cycl. el. Nach GARNAULT bildet der „Intestin conique" den Übergang vom Magen zum Darm, bei Cyclophorus ceylanicus aber ist er aus verschiedenen Gründen dem Magen zuzurechnen. Der erste ist das Aufhören der Furche erst vor der hinteren Ausbuchtung. Ein weiterer Grund der, daß die anfangs glatte, dann mit kleinen Ausbuchtungen versehene Wandung des konischen Magenabschnittes scharf gegen die fein längsgefaltete der hinteren Ausbuchtung absetzt (Textfig. 12 *aub*). Weitere Gründe ergeben sich aus dem histologischen Aufbau der Magenwand.

Präpariert man so den Magen unter der Lupe und untersucht den Inhalt der einzelnen Abschnitte in Glyzerin unter dem Mikroskop, so ergibt sich folgendes: Der Faltenmagen enthält dieselben lockeren, weißen, feinkörnigen Sekretmassen wie der Vormagen, dazwischen oft hellbraune Ballen aus Nahrungsteilen, geschichtet mit Sekretmassen. Im engeren Abschnitt des Faltenmagens aber fand ich nie Nahrungsteile. — Der Cuticularmagen hat entweder denselben Inhalt wie der Faltenmagen, oder er ent-

hält schon den Anfang des Kristallstieles. — Weiße Sekretmassen mit Lebersekretkugeln fanden sich stets in dem Blindsack, manchmal auch in der ringförmigen Ausbuchtung. Oft aber reichte ein Kristallstiel über die ringförmige Ausbuchtung hinweg in den konischen Magenabschnitt hinein. — Im konischen Magenabschnitt lagen entweder dieselben Kugeln aus Nahrungsmassen und Sekret wie im Falten- und Cuticularmagen, oder er enthielt einen Kristallstiel, der ganz verschieden ausgebildet sein konnte. Meist war er gebildet wie der auf Textfig. 14 abgebildete, das heißt, kleine dunkle Ballen von Nahrungsmassen mit Lebersekretkugeln, eingehüllt in durchsichtige glänzende Häutchen, wurden von den hellen, feinkörigen Sekretmassen derart schichtweise eingeschlossen, daß ein fester länglicher Pfropf entstand. Nach dem schmalen Ende des konischen Magenabschnittes zu war er scharf abgedreht, mit dem Anfang reichte er oft bis in den Cuticularmagen zurück, wo er entweder fadenförmig ausgezogen war, oder mit Ballen von Nahrungsmassen zusammenhing. Da, wo er die ringförmige Ausbuchtung querte (Textfig. 14 *r.aub*), war er meist mit einem oder mehreren ringförmigen Wülsten umgeben. Soweit er im konischen Magenabschnitt lag, umhüllte ihn eine feste, glänzende Haut. Einmal bestand der Kristallstiel aus zwei ineinandergedrehten Stücken, die ebenfalls aus Nahrungsballen im Innern und einer dicken äußeren Sekretschicht zusammengesetzt waren. Die äußerste glatte Haut zeigte feine, schrägverlaufende Riefen, die durch Drehung und gleichzeitige Pressung entstanden sein müssen. Ein andermal bestand der Kristallstiel nur aus Sekretmassen und hatte die Form eines langgestreckten Propfes. Einmal sogar enthielt der Magen keinerlei Nahrungsteile, war aber von einer einheitlichen zusammenhängenden Sekretmasse ganz erfüllt. — Der enge hintere Teil des konischen Magenabschnittes und die hintere Ausbuchtung waren fast stets voll von kleinen, dunklen, länglichen Ballen, die aus einer Mischung von Nahrungsmassen mit hellem Magensekret und viel Lebersekretkugeln bestanden und von einer ebensolchen glänzenden Membran umhüllt waren, wie der Kristallstiel.

Auf Schnitten stellen sich Bau und Inhalt des Magens folgendermaßen dar: Der Faltenmagen (Taf. 4, Fig. 27) ist von einem Cylinderepithel ausgekleidet, das wie das des Vormagens gebaut ist und alle Falten in ungefähr der gleichen Breite überzieht. Auf Hämatoxylin-Eosinpräparaten haben seine Zellen ein fast ungefärbtes Plasma, das eine feine Netzstruktur erkennen

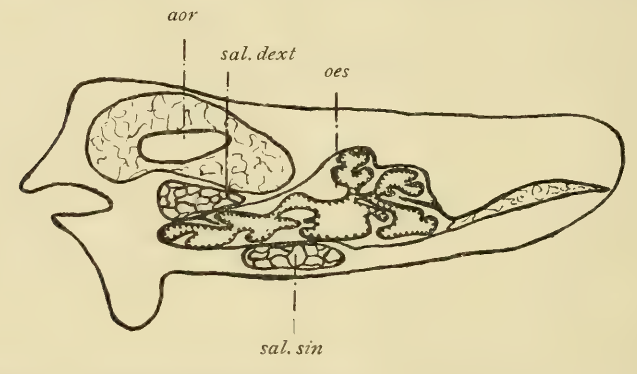
läßt und nur am distalen Ende mattrot gefärbt und feinkörnig wird. Nach dem Lumen zu sitzen dem Epithel ein kurzer Stäbchen- und ein langer Flimmersaum auf (Taf. 4, Fig. 27 *stä*, *fl*). Die Kerne liegen im basalen Drittel der Zellen. Sie sind länglich-rund, haben einen Nukleolus und wenig feinkörniges Chromatin. Zwischen die basalen Enden der Zellen sind zahlreiche Leukozyten (Taf. 4, Fig. 27 *wa.z*) eingewandert. Sie haben mattblau gefärbtes Plasma und runde bis unregelmäßig geformte Kerne.

Das Epithel ist am basalen Ende durch eine Grenzlamelle deutlich gegen die dahinterliegende Ringmuskelschicht abgesetzt (Taf. 4, Fig. 27 *mu*). Ihre Faserbündel sind auf der Abbildung quergetroffen dargestellt. Nach außen von der Muskelschicht liegt noch eine ziemlich breite Schicht zelligen pigmenthaltigen Bindegewebes (Taf. 4, Fig. 27 *big*).

Ein Epithel von sehr ähnlichem Bau kleidet den Cuticularmagen aus (Taf. 5, Fig. 28). Von dem des Faltenmagens unterscheidet es sich dadurch, daß am distalen Ende in der Breite der Zellen fädige Ausscheidungen von diesen ausgehen, die nach dem Lumen zu in eine verschieden breite homogene Cuticula verschmelzen (Taf. 5, Fig. 28 *cut*). Auf Hämatoxylin-Eosinpräparaten ist die Cuticula nach den Zellen zu mattrot gefärbt, nach dem Lumen zu dunkler. Manchmal zeigt sie leichte horizontale Schichtung. Das Epithel macht im ganzen einen etwas dunkleren Eindruck als das des Faltenmagens. Das kommt zum Teil daher, daß einzelne Zellen mit mattblau gefärbten Sekretkörnchen erfüllt sind. Die Muskelschicht (Taf. 5, Fig. 28 *mu*) ist viel breiter als die des Faltenmagens, das außen davon liegende Bindegewebe ebenso gebaut.

In der ringförmigen Ausbuchtung und dem Blindsack ist das Epithel (Taf. 5, Fig. 29) noch dunkler, wenn es auch im allgemeinen wieder denselben Aufbau zeigt. Es besteht aus langgestreckten Cylinderzellen, deren Kerne im basalen Drittel liegen. Distal von den Kernen sind die Zellen dicht mit kleinen Blasen erfüllt, die oft noch mit Hämatoxylin dunkelblau gefärbte Körnchen enthalten. Die Bläschen (Taf. 5, Fig. 29 *sekr*) sind in Mengen aus den Zellen ausgetreten. Am distalen Ende sitzt den Zellen noch ein kurzer Stäbchensaum auf (Taf. 5, Fig. 29 *stä*). Am basalen werden die Zellen durch eine sehr schmale Muskelschicht (Taf. 5, Fig. 29 *mu*) begrenzt, die als solche nur an den Kernen zu erkennen ist, Nach außen von der Muskelschicht liegt wieder zelliges pigmenthaltiges Bindegewebe.

Das Epithel des konischen Magenabschnittes ist im allgemeinen wie das des Faltenmagens gebaut und verhältnismäßig niedrig. Höher ist es nur in und neben der Furche und in einem schmalen Längsstreifen gegenüber von der Furche an der Dorsalwand des Magens. Neben der Furche ist wieder die innere Falte höher als die äußere, was schon an Textfig. 15 (*fu.post*) deutlich wird. Der Grund der Furche wird durch eine kleine Erhöhung noch einmal längsgeteilt. Das höhere Epithel ist zugleich dunkler gefärbt. An der Innenseite des konischen Magenabschnittes ist das Epithel in ganz feine Falten gelegt, im übrigen glatt. Am distalen Ende sind dem Plasma oft gelbe Körnchen eingelagert. Flimmern trägt das Epithel nur auf den Falten zu beiden Seiten der Furche. Sonst kommen überall am distalen Ende Stäbchen



Textfig. 20. Querschnitt durch Ösophagus und Aorta cephalica am Hinterende der Speicheldrüsen. Vergr. 15 mal.

vor. Sie sind auffallend breit und lang am Epithel der Innenseite, so daß sie wohl denen gleichzustellen sind, die Haller (1894, S. 41) für den Magen der Cyclobranchen beschreibt und an gewissen Teilen des Rhipidoglossenmagens beobachtet hat. Die Muskelschicht ist sehr schmal, die äußere Bindegewebsschicht zellig ausgebildet und ziemlich breit. Am basalen Ende sind zwischen die Epithelzellen zahlreiche Lymphzellen eingewandert, besonders viele an der Furche entlang. — Das Epithel der hinteren Ausbuchtung ist noch ebenso zusammengesetzt wie das des konischen Magenabschnittes, doch trägt es distal einen kurzen Stäbchen- und einen langen Flimmersaum. Außerdem ist es in sehr viel feine Längsfalten gelegt. Die Falten kommen zustande durch verschiedene Länge der Zellen und auch dadurch, daß die umgebenden Schichten das Epithel nach innen vorwölben. Diese

Schichten sind: eine breite Ring- und eine feine Längsmuskelschicht und eine breite lockere Bindegewebsschicht. Das Plasma der Zellen enthält am distalen Ende oft gelbe Körnchen.

Die Sekretmassen des Faltenmagens färben sich auf Hämatoxylin-Eosinschnitten mattrot und lassen die feine Körnelung noch besser erkennen. Sie sind entweder locker zusammengeballt oder zeigen in sich rundliche Schichtung (Taf. 3, Fig. 13), oder sind mit grob zerkleinertem pflanzlichen Material zusammengedreht. Hierin kann man noch unterseheiden eckige braune Stücke, Reste von Milchröhren, Gewebestücke mit verdickten Zellwänden und blaugefärbtem körnigem Inhalt oder Gewebestücke mit zarten Zellwänden, deren Zellen mit Drüsen von Kalziumoxalat oder homogenem dunkelbraunen Inhalt gefüllt sind. In dem schmaleren Längsabschnitt des Faltenmagens fand ich nie Nahrungsteile, sondern stets nur Sekretmassen (Taf. 3, Fig. 13). — Die Nahrungsteile, die der Cuticularmagen enthält, sind denen im Faltenmagen gegenüber nicht auffallend zerkleinert. Man kann in ihnen noch dieselben Elemente unterscheiden wie im Faltenmagen. Doch sind sie schon mit etwas Lebersekret gemischt und meist mit Magensekret zusammengeballt. Diese Ballen setzen sich manchmal in den Kristallstiel fort. — In den Sekretmassen der ringförmigen Ausbuchtung und des Blindsackes lassen sich neben Faltenmagensekret die Sekretbläschen erkennen, die ihr eigenes Epithel abscheidet, sowie zahlreiche Lebersekretkugeln und Leberzellenkörnchen. Meist aber reichen die Kristallstiele vom Cuticularmagen quer über die ringförmige Ausbuchtung hinweg bis in den konischen Magenabschnitt hinein. Ein Grund mehr, diesen noch dem Magen zuzurechnen. — Die Massen, welche die Ballen oder den Kristallstiel im konischen Magenabschnitt zusammensetzen, bestehen aus Faltenmagensekret, Lebersekreten nnd den Sekretbläschen aus Blindsack, ringförmiger Ausbuchtung und Leberausführgängen. Die dazwischen geschichteten Nahrungsmassen bestehen noch aus denselben Elementen wie in den vorhergehenden Magenabschnitten. Die kleinen länglichen Ballen, die stets im engen Hinterende des konischen Magenabschnittes vorkommen, sind ebenso zusammengesetzt wie der Kristallstiel. — In der hinteren Ausbuchtung sind die Ballen meist noch kleiner, was sich aus der stärkeren Muskelschicht dieses Magenteils erklärt. Ihre Sekretmassen bestehen entweder aus zähen, feingepunkteten, mit Hämatoxylin mattblau gefärbten Massen mit viel Lebersekretkugeln und Sekretbläschen. Oder sie sind aus feinkörnigen gelb-

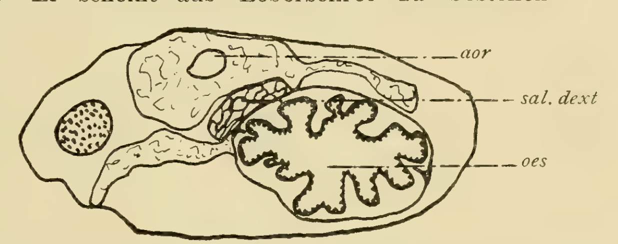
braunen Massen ohne Lebersekretkugeln zusammengesetzt, oder aus einem Gemisch beider Sekretarten. Man hat wohl in beiden Fällen Lebersekret vor sich. Im ersten Falle besteht es hauptsächlich aus Produkten der Lebersekretzellen und Leberausführgänge, im zweiten Falle überwiegen Produkte der Leberzellen.

Aus der Zusammenfassung all dieser Tatsachen ergibt sich für die Funktion des Magens wohl das Folgende: dringt keine Nahrung in ihn ein, so ist er von Sekretmassen erfüllt, die von der Wandung des Magens, der ringförmigen Ausbuchtung und des Blindsackes, der Lebergänge und der Leber selbst abgeschieden werden. Im Faltenmagen bestehen sie nur aus Sekreten der Faltenmagenwandung. Manchmal sind sie bis zum konischen Magenabschnitt (Textfig. 15 *con.mag*) hin locker geballt, zuweilen leicht konzentrisch geschichtet. Im übrigen können auch die Sekretmassen kristallstielartig geformt sein. — Dringt nun vom Vormagen aus Nahrung in den Magen ein (Textfig. 15 *v.mag*), so schiebt sie sich zunächst im schmaleren Abschnitt des Faltenmagens bis in dessen blindes Ende hinauf. Und zwar muß das noch ebenso schnell geschehen wie im ganzen Vorderdarm, da ich auch hier keine Nahrungsteile fand. Dann bewegt sich die Nahrung durch den breiteren Teil des Faltenmagens hindurch in den Cuticularmagen hinein (Textfig. 15 *cut.mag*), wobei sie schon durch wirbelartige Schichtung mit dem Faltenmagensekret gemischt wird. Die eigentliche Durcharbeitung der Nahrung mit dem Faltenmagensekret und schon etwas Lebersekret kommt aber erst im Cuticularmagen zustande, und zwar wohl mit Hilfe der Cuticularleisten (Textfig. 15 *cut.wu*, *cut.fal*) und der starken Muskelschicht. Die beiden sehnigen Muskelbänder (Textfig. 3, 4, 15 *mu*), die der Innenseite des Cuticularmagens ansitzen, dienen vielleicht dazu, ihn bei dieser starken Bewegung in seiner Lage festzuhalten. Trotz der Cuticulaauskleidung und -leisten und der starken Muskulatur möchte ich also diesen Magenabschnitt nicht als Kaumagen bezeichnen, denn es findet in ihm nicht eine weitere Zerkleinerung der Nahrung statt, sondern vielmehr eine Durchmischung mit Sekret. Die durchmischten Massen werden dabei zu länglichrunden Ballen zusammengedreht. Überwiegt die Nahrungszufuhr die Sekretausscheidung, so wandern die Ballen als solche weiter durch Magen und Darm, wobei nur noch von außen her Sekrete der Leber und der folgenden Magenabschnitte in sie eindringen. Ist dagegen die Sekretausscheidung größer als die Nahrungszufuhr, so bildet sich ein Kristallstiel aus.

So glaube ich wenigstens nach dem, was ich in der Literatur darüber fand, die mehr oder weniger gallertigen Gebilde bezeichnen zu können, die im Magen von Cyclophorus ceylanicus in der verschiedensten Ausbildung vorkommen. — Übersichten über Kristallstielbildungen bei Lamellibranchiern und Gastropoden finden sich bei Krukenberg (1882), Simroth (1896—1907, S. 537), Lang-Hescheler (1900, S. 301, 306) und Biedermann-Moritz (1911, S. 1030). Die letzte ist am umfassendsten und berücksichtigt die übrigen meist. Der Kristallstiel der Lamellibranchier ist hiernach im allgemeinen eine zylindrische, nach hinten verdünnt zulaufende gallertartige Bildung von oft ziemlich fester und elastischer Beschaffenheit. Das in den Magen vorspringende breite Ende ist fast regelmäßig von Nahrungsmaterial umgeben und durchsetzt und in Verflüssigung begriffen. Hiernach scheint der Kristallstiel fortdauernd bei der Verdauung verbraucht zu werden. Manchmal dringen Nahrungspartikel bis in die Achse des Stieles vor. Manchmal läßt sich eine innere Markmasse unterscheiden, die zuweilen weißlich ist und farbige Kristalle enthält, zuweilen neben Sandkörnchen aus unverdaulichen Nahrungsresten besteht. Meist ist der Stiel blaßgelblich, bei manchen dagegen völlig farblos und durchsichtig. Nahrungsteile enthält der Stiel nur, wenn er im Anfangsteile des Darmes liegt, statt wie gewöhnlich in einem Blindsack am Magenende. Bei Anodonta (nach Mitra) nimmt der Stiel nur die eine Längshälfte des Darmanfanges ein, die andere Hälfte vermittelt den Verkehr zwischen dem Magen und übrigen Darm und ist mit Nahrungsteilen gefüllt. — Über seine Entstehung bei Lamellibranchiern meint nun Biedermann, er sei nicht sowohl als ein Sekret des Darm- resp. Cöcalepithels aufzufassen, sondern sozusagen als ein Kondensationsprodukt der von der Mitteldarmdrüse gebildeten Absonderung. — Über die Deutungen seiner Funktion gibt schon Krukenberg eine Übersicht, doch werden verschiedene dieser Hypothesen von Biedermann widerlegt. Dieser meint: „Nur soviel darf wohl mit Sicherheit behauptet werden, daß der Kristallstiel irgendwie an den Verdauungs- und Assimilationsvorgängen beteiligt sein muß“. Wichtig für seine funktionelle Bedeutung bei Lamellibranchiern ist der Nachweis, daß er der Hauptmasse nach aus Eiweißsubstanzen besteht und daß er nach Mitra „immer nur dann gut entwickelt gefunden wird, wenn die Muscheln Nahrung aufgenommen haben und sich im Verdauungszustand befinden“. Doch ist noch nicht einwandfrei festgestellt, ob und wieweit er als gespeichertes

Reservematerial anzusehen ist. „Es bleibt aber demungeachtet die Tatsache bestehen, daß es sich um ein vergängliches Gebilde handelt, welches unter gewissen, noch genauer festzustellenden Bedingungen schwindet und sich wieder regenerieren kann.“ — Nach BIEDERMANN ist es nun „eine Frage von größtem Belang, ob es sich bei dem fraglichen Organ wirklich am etwas handelt, was den Lamellibranchiern ausschließlich zukommt und für dieselben sozusagen charakteristisch ist, oder ob sich nicht auch bei anderen wirbellosen Tieren wenigstens vergleichbare Bildungen nachweisen lassen“. Er selbst vergleicht den Kristallstiel der Lamellibranchier mit dem Mitteldarminhalt hungernder Mehlwurmlarven, der zum Teil wenigstens die Rolle eines Reservestoffes spielt. In nicht so naher Beziehung zu dem Kristallstiel der Lamellibranchier scheinen ihm ähnliche, bei Gastropoden beschriebene Bildungen zu stehen. So beschreibt COLLIER als „crystalline stylet“ einen durchsichtigen gallertartigen Stab, welcher bei Strombus, Trochus und Murex in einem dem Ösophagus parallel verlaufenden Blindsack des Magens eingeschlossen liegt. Nach HUXLEY enthält bei Pteroceras ein aus dem Pylorusabschnitt entspringendes Coecum einen richtigen Kristallstiel. Hier zwar scheint es BIEDERMANN kaum zweifelhaft, daß diese beiden Gebilde als Analoga des Kristallstieles der Lamellibranchier aufgefaßt werden können. Nicht so klar ist es ihm bei der Masse, die im Winter im Darm von Helix pomatia vorkommt und von JUNG als etwas dem Kristallstiel der Lamellibranchier Ähnliches angesehen wurde. Sie bildet nach JUNG eine Art Pfropfen, zusammengesetzt aus Endothelzellen, eingehüllt in Cuticularschuppen, die sich von der Darmwand abgelöst haben. Der Pfropfen kommt besonders im Darm hinter dem Coecum vor, aber auch im Magen. Manchmal bildet er einen wahren Abdruck des Darminneren. Er ist nie ganz durchscheinend. Auf Querschnitten zeigt er konzentrische Schichtung, die auf periodische Sekretion schließen läßt. Nach SIMROTH (1896—1907) werden kristallstielartige Gebilde bei Gastropoden noch verschiedentlich erwähnt. So von MOQUIN-TANDON bei Bythinia ein langer knorpeliger Stab, von JHERING bei Lithoglyphus ein Kristallstiel, von MOORE ein Kristallstiel bei Thiphobia und Nassopsis, und zwar in einem besonderen Blindsack neben dem Rest des Spiralcoecoms. WOODWARD fand im Pterocerasblindschlauch ein Gebilde „nach dem Blindende zu spitz, das andere, abgeflacht, ragte in den Pylorus des Magens hinein, wo es gerade auf den feinen Cuticularkamm traf. Dieses

Ende glich mehr frisch verdautem Futter, nach der anderen Seite nehmen Gleichmaß und Transparenz zu". HALLER (1894) beschreibt bei Fissurella einen Kristallstiel im dünnen Abschnitt des Mitteldarmes, der von dem dem Mitteldarm zugekehrten Teil der Pylorusfalte abgeschieden sein soll. Er liegt dorsal, ventral läuft eine Längsrinne durch den Magen hindurch. Er ist ein zylindrischer kurzer Stab, der an dem der Pylorusfalte zugekehrten Ende in einer schalenförmigen Schleimhautfalte liegt, die sich wahrscheinlich nur zu Zeiten bildet, in denen das Tier den Pfropfen besonders braucht. Er ist stets im März und April vorhanden. — GARNAULT (1887) fand bei hungernden Cyclostomen im konischen Teile des Mitteldarmes einen grauweißen, gallertartigen Zylinder, der am Anfang des zylindrischen Darmteiles plötzlich endet und nach dem Magen hin in einen kurzen, grauen Faden ausläuft. Er scheint aus Lebersekret zu bestehen. — Schließlich beschreibt BREGENZER (1915) einen Kristallstiel bei Bythinella Dunckeri. Er soll hier in einem Blindsack des Magens neben der Austrittsstelle des Enddarmes liegen. Dem Blindsack gegenüber ist die Cuticula des Magens zu einem Zahn verdickt. Der in das Magenlumen hineinreichende Teil des Stieles gleicht verdauter Nahrung, während er nach unten zu an Gleichmaß und Transparenz zunimmt. Auf einzelnen Schnittserien zeigt er konzentrische Streifung. Mit Eosin färbt er sich schwach. — Was nun den Kristallstiel von Cyclophorus ceylanicus betrifft, so glaube ich, ihn der Lage und dem Bau nach wohl als Analogon des betreffenden Gebildes bei den Lamellibranchiern bezeichnen zu können, ebenso wie es mir für die von WOODWARD, GARNAULT, HALLER und BREGENZER beschriebenen Bildungen berechtigt erscheint. Das Bild freilich, das ich mir von seiner Entstehung und Funktion machen kann, bleibt ein lückenhaftes, da ich weder Fütterungsversuche noch chemische Reaktionen ausführen kann, doch glaube ich immerhin, folgendes feststellen zu können: Er entsteht sowohl aus Magen- als auch aus Lebersekret, wobei hin-



Textfig. 21. Querschnitt durch Ösophagus und Aorta cephalica hinter dem Hinterende der linken Speicheldrüse. Vergr. 15mal.

sichtlich des Verhältnisses alle Übergänge bestehen. Das Lebersekret wird den aus dem Cuticularmagen vorgeschobenen Ballen hauptsächlich erst in der ringförmigen Ausbuchtung zugefügt, zusammen mit dem Sekret dieser Ausbuchtung und des Blindsackes. Überwiegt die Nahrungszufuhr die Magensekretion, werden also die Ballen als solche weitergeschoben, so ist das ihnen zugefügte Lebersekret in relativ ebenso großen Mengen in ihnen vorhanden, wie das Magensekret. Wird dagegen bei geringerer Nahrungszufuhr und also verlangsamter Fortbewegung ein regelrechter Kristallstiel gebildet, das heißt, legen sich um die im Cuticularmagen mit viel Magensekret durchmischten Nahrungsmassen beim Vorschieben durch die ringförmige Ausbuchtung hindurch noch Sekretschichten aus dieser und dem Blindsack, vermischt mit Lebersekret, so ist hier schon relativ mehr Magensekret vorhanden als Lebersekret. Mehr noch bei Tieren, deren Magen gar keine Nahrung enthält und wo die Magensekretmassen sich entweder im konischen Magenabschnitt mit Lebersekret zu einem Kristallstiel verfestigen oder als einheitliche zusammenhängende Masse den ganzen Magen ausfüllen, der auch erst in der ringförmigen Ausbuchtung Lebersekret beigemischt wird. — Die Formung der Sekret- und Nahrungsmassen zum eigentlichen Kristallstiel kommt der ringförmigen Ausbuchtung und dem konischen Magenabschnitt zu, so daß der Kristallstiel als Abdruck dieser beiden Abschnitte erscheinen kann. Der Cuticularmagen formt nur die in das Innere des Stieles einzuschließenden Ballen. — So sehe ich den Kristallstiel bei Cyclophorus ceylanicus als eine Bildung an, die im Grunde abhängig ist von der Zeit, während welcher die Magenwandungen auf den Mageninhalt einwirken können. Dies ist wichtig für die Beurteilung seiner Funktion. Er ist also nicht vorhanden bei Tieren, die in voller Nahrungsaufnahme begriffen sind. Typisch tritt er dagegen auf bei langsamer oder zeitweiliger Nahrungsaufnahme, gallertig bei fastenden Tieren. Rein als Speicherorgan ist er hier also nicht aufzufassen; auch deshalb nicht, weil diese verschiedenen Formen des Mageninhalts bei Tieren vorkamen, die zu ungefähr der gleichen Zeit getötet wurden und weil Cyclophorus ceylanicus in dauerndem Nahrungsüberfluß lebt. Wohl aber muß man vermuten, daß seine Bildung die Nahrung in engerem Kontakt mit den Magen- und besonders Lebersekreten bringt, die Nahrung also bei geringer Zufuhr besser ausgenutzt werden kann. — Obwohl ich die chemische Natur der Sekrete nicht bestimmen konnte, nehme

ich hiermit zugleich eine verdauende Wirkung der Magen- und Lebersekrete an. Das scheint mir berechtigt, weil die festen Nahrungsbestandteile vom Anfang des Magens an bis zum After im ganzen dieselbe Gestalt und Größe beibehalten. Schon im Magen also werden die verdaulichen Bestandteile aus der Nahrung herausgelöst, während die unverdaulichen, z. B. Gefäßtracheïden, Zellwände, Kristalle von Calciumoxalat unverändert weiter wandern. — Auch die Resorption setzt vielleicht schon im Magen ein, und zwar im Hinterende des konischen Magenabschnittes. Nach Haller (1894) würde hierfür der Besatz der Epithelzellen mit den breiten Stäbchen sprechen. Außerdem aber werden, wenn ein Kristallstiel vorhanden ist, schon hier von ihm kleine Stücke abgetrennt, die zu festen, länglichrunden Ballen zusammengepreßt, mehr angreifbare Oberfläche bieten. In der hinteren Ausbuchtung des Magens freilich werden sie noch mehr zerkleinert und noch einmal mit Lebersekret versetzt, das durch die im konischen Magenabschnitt entlang laufende Rinne frisch hierher geleitet werden kann. Die Hauptrolle bei der Resorption scheint also doch der Dünndarm zu übernehmen. Zum Schluß möchte ich noch einen Vergleich durchführen zwischen dem Mageninneren von Cyclophorus ceylanicus und dem von Paludina viv. und Cyclostoma el., die viele Übereinstimmungen zeigen. — Den Magen von Paludina viv. beschreibt Leydig eingehend (1850, S. 161): „Der Schlund, dessen Längsfalten mit einemmal aufhören, sobald er sich zum Magen erweitert hat, führt in eine Abteilung, die selbst wieder durch eine Querfalte in zwei Portionen zerfällt, wovon die obere eine zierliche Bildung zeigt, indem in ihr von einem helleren Fleck aus radienartig sechs niedrige Falten ausstrahlen. Eine hohe Querleiste trennt die erwähnten Magenabteilungen, welche man auch den Cardiateil des Magens nennen könnte, von einer grünfarbigen, tief ausgebuchteten Portion. Hierauf folgt der Pylorusteil des Magens, von welchem aber noch durch eine niedrige Querfalte ein kleiner Teil abgegrenzt wird, in welchen die Lebergänge mit ein oder zwei Mündungen sich öffnen“. Die grüne Bucht und der Wulst, der sie vom Cardiateile trennt, sind nach ihm von einer Membran von knorpelähnlicher Konsistenz überzogen, die sich auf dem Wulste stark verdickt und blattartig in das Mageninnere vorspringt. Gartenauer (1875, S. 14) ergänzt seine Beobachtungen noch dahin, daß die Furche, in die die Lebergänge einmünden, umbiegt, um durch den Magen hindurch noch ein Stück in den Mitteldarm hineinzulaufen, wo sie verschwindet.

Die sie begleitende Falte aber bleibt erhalten, wird gegen Ende des Mitteldarmes sehr schwach, erscheint jedoch im Enddarm wieder, wo sie nach beiden Seiten hin zahlreiche Querfältchen entsendet. — Der Magen von Cyclostoma el. ist nach Garnault (1887, S. 18) folgendermaßen gebaut: ein Teil läuft außen an der Oberfläche der zweiten Windung ein Stück nach hinten, während der andere sich in die Leberlappen einsenkt. Der Ösophagus mündet in den linken Teil des Magens im Niveau einer Linie, welche die beiden Lebermündungen miteinander verbindet. Unter diesen Mündungen zeigt der Magen schwach ausgeprägte Vorsprünge und Furchen, die in einer Längsrinne enden. Diese Rinne verlängert sich am Ende des Organes in eine andere Furche, die schräg nach oben läuft und sich schließlich unter die Vorsprünge der oberen Region verteilt. Die ganze dorsale Fläche zeigt zahlreiche Vorsprünge. Die des konischen Darmteiles, der von dem Magen durch eine ausgesprochene Querfurche getrennt wird und nach der anderen Seite in den Dünndarm überleitet, sind ausgesprochener. Die beiden Längsrinnen auf der dorsalen resp. ventralen Fläche des Magens teilen dessen Höhlung in zwei fast vollkommen getrennte Rinnen, die aber im Blindsack frei miteinander kommunizieren. — Zur allgemeinen Orientierung für das eben Erwähnte verweise ich auf Textfig. 16 u. 17. Ich fertigte sie nach je einem Lupenpräparat des Mageninneren von Paludina viv. und Cyclostoma el. und versah die einzelnen Abschnitte mit den Bezeichnungen, die denen im Magen von Cyclophorus ceylanicus entsprechen. Bei einem Vergleich stellte sich nun für Paludina folgendes heraus: Dem Vormagen von Cyclophorus ceylanicus entspricht eine Erweiterung des Ösophagus (Textfig. 16 *v.mag*) kurz vor seiner Einmündung in den Magen, die ebenfalls an dessen innerer Krümmung liegt. Der Faltenmagen (Textfig. 16 *fal.mag*) ist durch einige kleine Falten nur eben angedeutet; viel ausgesprochener als bei Cyclophorus ceylanicus ist dagegen das Faltensystem an der Cardia (Textfig. 16 *cut.fal*), ebenso der hornige Wulst (Textfig. 16 *cut.wu*) im Cuticulamagen. Sehr deutlich ist weiterhin die Rinne, die von der Cardia aus, von zwei Falten begrenzt, bis an die ringförmige Ausbuchtung heranführt (Textfig. 16 *r.aub*). Diese ist gut gekennzeichnet, läuft aber nicht in einen Blindsack aus. Auch liegen die beiden Lebermündungen (Textfig. 16 *hep.int, hep.ext*) mehr nach der Außenkrümmung des Magens zu und in der Richtung der Ausbuchtung nebeneinander. Durch den folgenden ebenfalls nach hinten sich verjüngenden Magenabschnitt (Text-

fig. 16 *con.mag*) hindurch zieht sich von der breiten Rinne her die Fortsetzung der äußeren Falte. Sie endet da, wo die hintere Ausbuchtung an den Magen ansetzt (Textfig. 16 *aub*), und tritt erst im eigentlichen Dünndarm (*il*) wieder auf. Im engen Hinterende zeigt auch hier der konische Magenabschnitt Querfalten.

Bei einem Vergleich mit dem Mageninneren von Cycl. el stellte sich folgendes heraus: der Ösophagus mündet ohne äußerlich sichtbaren Vormagen, aber auch an der Innenkrümmung in den Magen ein. Rechts davon zieht ein deutlicher Faltenmagen (Textfig. 17 *fal.mag*) bis in die folgende Körperwindung hinauf. Auch er wird durch eine hohe Längsfalte (Textfig. 17 *fal*) in zwei Abteilungen zerlegt. Nach links schließt sich an den Blättermagen wieder ein von Cuticula ausgekleideter Teil an, der einen hornigen Wulst und Faltenbildungen aufweist (Textfig. 17 *cut.wu, cut.fal*). Auf ihn folgt eine leichte Andeutung der ringförmigen Ausbuchtung (Textfig. 17 *r.aub*), und auf diese der konische Magenabschnitt, der in seinem Hinterende wieder kleine Ausbuchtungen zeigt (Textfig. 17 *con.mag*). An ihn setzt noch eine fein längsgefaltete Ausbuchtung (Textfig. 17 *aub*) an. Von der Cardia bis zum Pylorus durchzieht den Magen wieder eine Rinne, die, wie es mir schien, nur nach der Seite der Außenkrümmung hin durch eine Falte begrenzt wird, welche an der Dünndarmausbuchtung plötzlich aufhört. Die Lebermündungen (Textfig. 17 *hep.int, hep.ext*) sind ganz nach der Cardia hingerückt und liegen in der Längsrichtung des Magens nebeneinander.



Textfig. 22. Querschnitt durch Ösophagus und Aorta cephalica hinter den Speicheldrüsen. Vergr. 15 mal.

Im Magen von Paludina viv. fand Gartenauer keine Wimperung (1875) und auch für den Magen von Cycl. el. leugnet sie Garnault (1887).

b) Leber.

Die Leber füllt als dunkelbraunes massiges Gebilde die vorderste der Körperwindungen fast ganz aus. Nur rechts oben läßt sie Teile des konischen Magenabschnittes (Textfig. 2 *con.mag*) und Dünndarmes (Textfig. 2 *il*) frei, und an der linken Außenseite den Magenblindsack (Textfig. 2 *bls*) da, wo er sich aus der ringförmigen Ausbuchtung ausstülpt (Textfig. 3 *bls*). Nach hinten zu teilt sich die Leber in der Mitte, und der Blättermagen tritt zwischen ihr hervor (Textfig. 4 *bl.mag*). Ihre äußere Hälfte zieht

sich nur noch ein kurzes Stück am Blättermagen entlang nach hinten. Ihre innere Hälfte dagegen begleitet ihn bis zu seinem blinden Ende oder erstreckt sich noch weiter hinauf, je nach der Ausbildung der Gonade. Innen auf der Columellaseite läßt die Leber zwischen sich Raum für den Magen und die zahlreichen Schlingen des Dünndarmes. — Präpariert man die Leber vom Magen ab, so sieht man, daß ihre beiden Hälften auf der Innenseite zwar nicht zusammenhängen, auf der Außenseite jedoch dicht ineinander geschoben sind, so daß man sie hier nicht sondern kann. Doch muß man aus des Zweizahl der Mündungen und der verschiedenen Ausdehnung der Hälften wohl annehmen, daß die Leber von Cyclophorus ceylanicus aus zwei Lappen besteht. Sie sind von einer bindegewebigen Hülle eingeschlossen und durch viele feine Bindegewebsfasern an die Magenwand angeheftet. Präpariert man die Hülle, die der Leibeshöhlenwand entspricht, ab (Textfig. 2), so sieht man, daß die Leber aus vielen hellbraunen Azini besteht, deren Ausführgänge sich in größere sammeln, die schließlich in je einen Hauptausführgang zusammenlaufen. Die beiden anfangs sehr breiten Hauptausführgänge sind bis tief in die Leber hinein mit weißen Sekretmassen angefüllt, die denen im Blättermagen äußerlich gleichen.

Auf Schnitten durch die Leber (Taf. 3, Fig. 12 *hep*) sieht man ein dichtes Gewirr ihrer Azini und Gänge. Ihr Lumen ist verschieden weit. Die Wandung besteht aus dem sehr breiten Leberepithel, das nach außen hin von einem feinen bindegewebigen Häutchen mit platten Kernen begrenzt wird (Taf. 5, Fig. 30 *big*). Ich unterscheide drei Arten von Epithelzellen: Sekret-, Leber- und Kalkzellen. Die ersten nenne ich Sekretzellen (Biedermann-Moritz 1911) und nicht Fermentzellen (Barfurth 1883), da die Fermentnatur ihrer Einschlüsse noch nicht einwandfrei nachgewiesen ist. Die zweiten dagegen, Biedermanns Resorptionszellen, bezeichne ich nach Barfurth als Leberzellen, da ich über die resorbierende Tätigkeit von Cyclophorus ceylanicus nichts aussagen kann.

Am charakteristischsten sind die Sekretzellen mit den Lebersekretkugeln (Taf. 5, Fig. 30 *sekrz*). Diese können je nach ihrem Ausbildungszustand sehr verschieden aussehen und sehr verschieden groß sein. Es kommen vor kleine leuchtend gelbe bis dunkelbraune Kugeln, ungefähr von der Größe der Leberzellenkerne. Dann große Kugeln mit hell- bis dunkelbrauner wabiger Struktur oder mehreren kleineren Kugeln im Inneren. Dann solche

mit vielen kleinen gelb- bis dunkelbraunen Körnchen, die inmitten der Kugel zusammengeballt sind und nach der derben dunklen Membran hin einen schmalen hellen Zwischenraum lassen. Schließlich finden sich noch große dunkelbraune Kugeln. Mit Ausnahme der dunkelbraunen Kugeln sind alle mehr oder weniger lichtbrechend. Über die zeitliche Aufeinanderfolge dieser verschiedenen Stadien möchte ich nichts aussagen, da jedes der Stadien sich unregelmäßig verteilt sowohl am basalen als auch am distalen Ende des Epithels als auch im Lumen vorfand. Die Sekretkugeln liegen in Vakuolen, welche das distale Ende der Sekretzellen meist soweit erfüllen, daß deren mit Hämatoxylin mattblau gefärbtes Plasma eng an der Basis zusammengedrängt ist. Hier liegt auch der mittelgroße Kern.

Die der Zahl nach überwiegenden Leberzellen sind lang zylindrisch und oft nach dem Lumen zu kolbig verdickt. Oft ragen sie weit in das Lumen vor (Taf. 5, Fig. 30 *lez*). Ihr Plasma ist im basalen Teile hell, wabig, wird aber nach dem distalen Ende hin feinkörnig und färbt sich hier mit Eosin rot. Dem distalen Ende der Zellen sitzt ein kurzer Stäbchensaum auf.

Die Kerne liegen basal von der Zellmitte. Sie sind länglichrund und haben sehr wenig fein verteiltes Chromatin und manchmal einen Nucleolus. Zwischen die Plasmawaben sind in kleine Bläschen viele mattgelbe Körnchen eingelagert. Stellenweise enthält das distale Ende auch ganz feine, mit Hämatoxylin dunkelblau gefärbte Körnchen, die vereinzelt fast die ganze Zelle erfüllen. Die Zellen gleichen dann einem Sekretionsstadium der Schleimzellen.

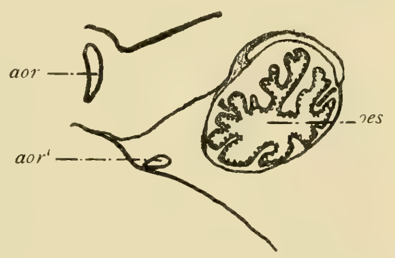
Die Kalkzellen (Taf. 5, Fig. 30 *kk.z*) sind breite bis langgestreckte dreieckige Gebilde. Mit einer Kante liegen sie der umhüllenden Bindegewebsschicht an, mit der gegenüberliegenden Ecke erstrecken sie sich mehr oder weniger weit zwischen die Leberzellen hinein, oft bis an das Lumen heran. Ihr Plasma zeigt eine mit Hämatoxylin dunkelblau gefärbte Wabenstruktur, die die Zellen im ganzen dunkel erscheinen läßt. Doch sind in den Waben viele helle durchscheinende Vakuolen zu erkennen. Sie bezeichnen wohl die Stellen, aus denen Kalkkörner ausgelöst worden sind. Jedenfalls glich ihr Zellinneres ganz dem, das ich an den Kalkzellen einer Schnittserie von Cyclophorus ceylanicus beobachtete. Für Cyclophorus ceylanicus gibt Barfurth (1883) Kalkzellen an. Ich fand bei einer Serie die betreffenden Zellen von Cyclophorus el. dicht mit mattblau gefärbten, konzentrisch

geschichteten Konkretionen erfüllt, die im Inneren meist ein dunkler blau gefärbtes Korn enthielten. Bei einer zweiten Schnittserie dagegen waren die Zellen ebenso wie bei Cyclophorus ceylanicus dicht mit hellen Vakuolen erfüllt. Ich darf also wohl umgekehrt daraus schließen, daß auch die Vakuolen von Cyclophorus ceylanicus ursprünglich Kalkkörner enthielten. Die Kerne liegen basal. Sie sind sehr groß, unregelmäßig geformt und chromatinreich.

Schließlich liegen zwischen den Zellen oder im Lumen der Azini noch runde Gebilde, die ich für Coccidien halte (Taf. 5, Fig. 30*p*). Auf Hämatoxylin-Eosinpräparaten sind sie mattrosa bis mattblau gefärbt und zeigen feine runde Wabenstruktur. In ihrer Mitte liegt ein großer runder Kern, der ganz feine Körnelung und einen dunkleren, exzentrisch gelegenen Fleck zeigt. Zuweilen sind kleine, stark lichtbrechende, mit Eosin rotgefärbte Körnchen zwischen die Waben eingestreut. Die Parasiten kommen auch zwischen Sekret- und Nahrungsmassen im Magen und Darm vor, einmal auch im Ösophagus.

Auf manchen Schnitten ist gut zu sehen, wie sich durch die Länge je eines Leberlappens ein Hauptausführgang zieht (Taf. 3, Fig. 12*duc.hep.int*). Im Inneren der Leberlappen sind die Gänge mit dem eigentlichen Leberepithel ausgekleidet. Es geht aber gegen die Mündung zu schnell in ein Epithel (Taf. 5, Fig. 31) über, das sich auch im Magen zwischen den beiden Lebermündungen hinzieht und dem des Blindsackes ähnelt. Es ist in tiefe schmale Falten gelegt, die wohl eine Vergrößerung der Sekretionsoberfläche vorstellen. Das Epithel nämlich besteht aus becherartigen Zellen, die nur am Rande einen Saum körnigen Plasmas tragen, das sich mit Eosin rot färbt. Die übrige Zelle bis zum basalständigen Kern hin ist von einem Hohlraum erfüllt. Er enthält helle Bläschen, zuweilen mit körnigem, mattrot gefärbten Inhalt, die als solche ausgestoßen werden. Die Kerne liegen langgestreckt im Basalteil der Zellen. Das distale Ende der Zellen trägt einen kurzen Stäbchen- und einen langen Flimmersaum. Nach außen liegt dem Epithel eine pigmenthaltige Bindegewebsmembran und eine schmale Muskelschicht an. — Aus der Breite der Gangmündungen könnte man wohl ein Eindringen von Nahrung vermuten. Doch sah ich auf Querschnitten auch bei einem Exemplar, dessen Magen dicht mit Nahrung gefüllt war, keine festen Nahrungsteile im Lumen der Leberausführgänge. Im Lumen der Gänge bis in die Azini hinein fanden sich nur mit Eosin mattrot

gefärbte körnige Sekretmassen, gemischt mit den Sekreten der Leber- und Sekretzellen und den Sekretbläschen aus dem Epithel der Ausführgänge. Es ist nun immerhin möglich, daß nur flüssige Nahrungsbestandteile in die Lebergänge eindringen, um hier resorbiert zu werden. Doch hatten Prüfungen mit Sudan auf Fett und mit Jodjodkalium und nach der Bestschen Methode auf Glykogen keinen Erfolg. Dies kann jedoch an der Konservierungsart des Materials liegen. Denn da wahrscheinlich schon das Sekret des Faltenmagens die verdaulichen Bestandteile der Nahrung zum großen Teile löst, und außerdem in den Kalkzellen jedenfalls Kalk aufgespeichert worden war, so wäre ein Eindringen von Nahrungssaft in die weiten Gänge der Leber und eine Anhäufung auch anderer Resorptionsprodukte in ihren Zellen nicht unmöglich. Das ist jedoch das Einzige, was ich über die resorbierende Funktion der Leber von Cyclophorus ceylanicus aussagen kann.



Textfig. 23. Querschnitt durch Ösophagus und Aorta cephalica im hinteren Teil der Leibeshöhle. Vergr. 15mal.

Die Zwischenräume zwischen den einzelnen Azini sind von zelligem Bindegewebe ausgefüllt, das oft Muskelfasern enthält. Verschiedentlich sind die einzelnen Bindegewebszellen innerhalb der Zwischenräume sternförmig angeordnet, wobei sie zuweilen ein Gefäß der Aorta hepatica umschließen. Die Pigmentzellen, die im allgemeinen unregelmäßig über das Bindegewebe verstreut sind, liegen bei den sternartigen Gebilden an deren Peripherie. Ich kann hierfür auf Taf. 5, Fig. 32 verweisen, weil an den Blutgefäßen des Darmes die Verhältnisse ebenso liegen. Die Bindegewebszellen sind verschieden groß und unregelmäßig geformt. Sie haben eine mit Eosin mattrot gefärbte Membran, die ganz fein oder als breiter Streifen die einzelnen Zellen umschließt. Meist enthalten die Zellen mattrote, feingekörnte Plasmareste, die oft inmitten der Zelle liegen und unregelmäßig an der Membran aufgehängt sind. Die Kerne sind rund bis länglichrund und haben einen Nucleolus und feinkörniges Chromatin. Manche der Zellen sind mehr oder weniger mit hell- bis braungelben Pigmentkörnchen erfüllt.

Bei Pal. viv. hat sich trotz des zuweilen doppelten Ausführganges nach Simroth (1896—1907) nur die linke Leber erhalten, bei Cyclophorus el. sind nach Garnault (1887) und nach

meinen eigenen Beobachtungen noch zwei Leberlappen zu erkennen. Ebenso sah ich, daß das Epithel der Hauptausführgänge bei Pal. viv. feingefaltet ist und dem des an der Mündung liegenden Magenabschnittes gleicht, daß sich bei Cyclophorus el. dagegen das Leberepithel fast bis an die Mündung fortsetzt. Es besteht hier aus Leber-, Sekret- und Kalkzellen, bei Pal. viv. fehlen die Kalkzellen. Hierauf weist schon BARFURTH (1883) hin.

E. Dünndarm.

Der Dünndarm verläuft in fünf Windungen. Zunächst bildet er die Schlinge *I* (Taf. 1, Fig. 2 und 3 *i*), indem er dicht hinter der hinteren Magenausbuchtung (*A*) scharf umbiegt, dann an ihr entlang unter dem Magen hinweg nach rechts vorn läuft und sich an der Oberfläche der vordersten Körperwindung nach hinten wendet. Dann zieht er wieder unter dem Magen hinweg parallel mit dessen ringförmiger Ausbuchtung (Taf. 1, Fig. 3 *r.aub*) nach links, biegt bei *B* nach oben um und läuft bis unter den Magen an seiner eigenen Oberseite zurück (*II*). Hier wendet er sich in flachem Bogen nach links vorn, wobei er über Schlinge *IV* hinüberzieht, und biegt bei *C* scharf nach rechts unten. Mit einer Biegung nach links vorn erscheint er wieder an der Oberfläche und bildet durch einen scharfen Knick nach rechts hinten (*III*) die dritte Schlinge. Hinter *D* senkt er sich wieder in die Lebermasse ein und zieht unter Schlinge *I* und *II* hinweg nach links hinten. Dicht unter der Oberfläche (*IV*) biegt er nach oben um und bildet, indem er die Schlinge *II* zunächst parallel, dann unter ihr hinwegzieht, die vierte Schlinge. Vor *E* beschreibt er dann einen kleinen Knick, indem er sich nach links, dann nach rechts vorn wendet und bei *E* wieder an die Oberfläche tritt. Hier zieht er nach links bis an den vorderen Ast von Schlinge *III* heran und biegt bei *V* scharf nach rechts unten um. Hierdurch bildet er die fünfte Schlinge. Ganz rechts, bei *F* tritt der Darm dann in die Mantelhöhle ein und wird als Enddarm (Taf. 1, Fig. 2 *re*) bezeichnet.

An die hintere Magenausbuchtung (Textfig. 4 *aub*) setzt der Dünndarm (*il*) mit einer leichten Einschnürung an. Schon äußerlich ist zu erkennen, wie die Längsfalten der Ausbuchtung allmählich in ihm auslaufen. Während seines weiteren Verlaufes bis zum Übergang in den Enddarm zeigt er ungefähr denselben Bau und dieselbe Dicke, einen runden Querschnitt oder perlschnurartige Auftreibung durch Kotmassen. In der Mitte seines Verlaufes etwa (Taf. 1, Fig. 2 und 3 *d*) ist er stark erweitert.

Der ganze Dünndarm ist von lockerem Bindegewebe umgeben und mit Ausnahme weniger oben erwähnter Stellen, die nur von der Leibeshöhlenwand überdeckt sind, tief in die Leber eingebettet.

Am aufgeschnittenen Dünndarm ist folgendes zu erkennen: Das Epithel der hinteren Magenausbuchtung geht allmählich in das des Dünndarmes über. Die breiten Längsstreifen legen sich zunächst dicht nebeneinander, lösen sich aber bald in dem glatten lockeren Epithel auf, das von nun an den Dünndarm auskleidet. An zwei Stellen, Biegungsstellen des Darmes, ist das Lumen enger. An der ersten (Taf. 1, Fig. 2 und 3 *b*) ist das Epithel wieder deutlich längsgestreift, an der zweiten (Taf. 1, Fig. 2 und 3*e*) dichter und fein quergestreift. Nach hinten hin geht das Dünndarmepithel allmählich in das des Enddarmes über. Die im konischen Magenabschnitt so deutliche Flimmerfurche ist durch den ganzen Dünndarm hindurch zu verfolgen, wenn auch stellenweise wenig ausgesprochen.

Bis *B* (Taf. 1, Fig. 2 und 3) ist der Dünndarm noch von feingefaltetem Magenepithel ausgekleidet, das dann ziemlich schnell in das eigentliche Dünndarmepithel übergeht. Die Längsfalten werden schmaler, und das Epithel besteht schließlich aus großen Drüsenzellen (Taf. 5, Fig. 33) in den verschiedensten Funktionsstadien. Die sekretfreien Zellen werden mehr oder weniger von feinkörnigem, mit Eosin mattrot gefärbtem Plasma erfüllt. Die Kerne liegen ungefähr in der Mitte der Zellen. Sie haben einen oder zwei Nucleoli und sind langgestreckt. Zwischen sekretfreien und sekreterfüllten Zellen sind alle Übergänge vorhanden, sowohl was den Zellinhalt als auch Lage und Form der Kerne betrifft. Die ganz mit Sekret erfüllten Zellen zeigen auf hellem Grunde feine, mit Hämatoxylin mattblau gefärbte Netzstruktur. Zuweilen liegen dazwischen kleine Vakuolen mit gelbbraunen Körnchen. Die hellen Sekretmassen drängen das Plasma an das distale Zellende und die Kerne an das basale. Die Kerne sind rund, haben einen großen Nucleolus und grobkörniges Chromatin. Am distalen Ende sitzen den Zellen lange Flimmern auf, die sich allerdings meist nur in der Tiefe der Falten erhalten haben. Die feine Faltung kommt durch verschiedene Länge der Zellen zustande. Die äußere Umhüllung dieses Darmabschnittes ist dieselbe wie am vorhergehenden, nämlich eine breite Ring- und eine feine Längsmuskelschicht. Auch der Inhalt besteht noch aus denselben kleinen Ballen, die im Verhältnis zu der großen Menge braunen Lebersekretes nur wenig feste Nahrungsteile enthalten.

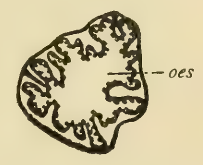
Des Sekret dieses Darmabschnittes scheint die Lebersekretkugeln zu zersetzen, denn man trifft hier oft Kugeln an, aus denen die braunen Einschlüsse heraustreten. Das Epithel der Flimmerfurche, die sich deutlich abhebt, ist dasselbe wie das der Furche im konischen Magenabschnitt. Weiter nach hinten (Taf. 1, Fig. 2 und 3*d*) geht das eben beschriebene allmählich in ein Epithel über, das zwar noch ebenso in schmale Falten gelegt ist, dessen Zellen aber länger und sekretreicher sind. Auch hier rührt die Faltung von der verschiedenen Länge der Zellen her und ebenso wie bisher bestehen alle Übergänge zwischen sekretfreien und sekreterfüllten Zellen. Die sekretfreien sind wieder mehr oder weniger von feinkörnigem, mit Eosin mattrot gefärbtem Plasma erfüllt, das stellenweise distal vom Kern feine gelbe Punkte enthält. Ihre länglichen Kerne haben wieder zwei Nucleoli. Als Vorstadium der Sekretion bildet sich in den Zellen ein feines, mattblau gefärbtes Maschenwerk aus, das immer mehr von kernigem, mit Hämatoxylin dunkelblau gefärbtem Sekret erfüllt wird. Manchmal bildet das Sekret in der Zelle große dunkle Flecken. Dazwischen liegen oft wieder kleine helle Vakuolen (Taf. 5, Fig. 33), die mit braungelben Kügelchen gefüllt sind. Sie liegen sowohl im distalen als auch im basalen Teile der Zellen, sind aber im Darmlumen nicht zu finden. Die Kerne liegen meist im basalen Drittel der Zellen. Sie sind sehr groß, rundlich, haben einen deutlichen Nucleolus und grobkörniges Chromatin. Mit Bismarkbraun färbte sich das Sekret dunkelbraun, ist also Schleim. Am distalen Ende tragen die Zellen wieder einen langen Flimmersaum, der sich auch hier meist nur in der Tiefe der Falten erhalten hat. Diese Region des Darmepithels muß besonders empfindlich sein, da durch Schrumpfung zwischen den Zellen zahlreiche Zwischenräume entstanden sind. Die deutliche Furche ist wieder mit demselben Flimmerepithel ausgekleidet wie vorher. Die umgebende Muskelschicht ist hier sehr fein, die Bindegewebsschicht dagegen breit und pigmenthaltig. Das Lumen dieses Darmteiles ist stark erweitert. Seine Inhaltsmassen haben noch dieselbe Zusammensetzung wie die des vorhergehenden, sind aber in viele sehr kleine Kugeln zerteilt und von blau gefärbten Schleimmassen durchsetzt. Weiter nach hinten hin werden die Sekretmassen des Darminhaltes resorbiert. Er besteht dann aus großen Kugeln, die aus lockeren Nahrungsresten zusammengeballt sind. Man kann darin noch dieselben festen Bestandteile unterscheiden wie im Magen. Da von hier an der Darminhalt ungefähr

die gleiche Zusammensetzung beibehält, darf man wohl annehmen, daß weiterhin nur noch wenig verdaut und resorbiert wird.

Zugleich verschwinden aus dem Epithel die Schleimzellen wieder bis auf wenige. Es besteht dann aus langen, schmalen Zellen, die Lücken zwischen sich lassen. Ihr Plasma ist durch Eosin mattrot gefärbt, feingekörnelt und von kleinen Vakuolen durchsetzt. Ihre länglichrunden Kerne liegen im basalen Drittel; sie haben einen Nucleolus und feinkörniges Chromatin. Das Epithel ähnelt jetzt dem der Flimmerfurche. Bei *E* (Taf. 1, Fig. 2 u. 3) ist es in viele feine Falten gelegt, da sich hier das Darmlumen stark verengt. Dann erweitert sich der Darm wieder, behält aber Epithel und Inhalt wie eben bei und geht in den Enddarm über.

Paludina viv. hat nach Gartenauer (1875) am Übergang vom Magen in den Dünndarm Flimmerepithel, das sich weiterhin auf die durch den ganzen Dünndarm hindurch sichtbare Längsfalte beschräukt. Von Drüsenzellen erwähnt er nichts. — Für den Dünndarm von Cyclostoma el. gibt Garnault (1887, S. 23) weder Flimmern noch Drüsenzellen an.





Textfig. 24. Querschnitt durch Ösophagus und Aorta cephalica nahe dem Anfang der Aorta. Vergr. 15mal.

F. Enddarm.

Der Enddarm (Textfig. 1, 2*re*), das heißt der Teil des Darmes, der in der Mantelhöhle liegt, verläuft dicht links neben den Ausführwegen der Geschlechtsprodukte an der Decke der Mantelhöhle und mündet mit einer Papille in deren rechter Vorderecke. Nach außen grenzt er an die äußere Hautdecke, nach innen überzieht ihn das Deckenepithel der Mantelhöhle und rechts legt er sich an Uterus resp. Samenleiter an.

Sowohl am aufgeschnittenen Darm als auch an Schnittpräparaten ist gut zu verfolgen, wie das Dünndarmepithel schnell in das des Enddarmes übergeht. Die Schleimzellen, die dem letzten Stück des Dünndarmes noch eingelagert waren, verschwinden, und der Enddarm ist von jetzt ab mit einem fein längsgefalteten gleichmäßigen Epithel überzogen. Die Falten kommen zustande durch verschiedene Länge der Zellen. Diese enthalten helles vakuolenreiches Plasma, das nur am distalen Ende feinkörnig und durch Eosin mattrot gefärbt ist. Flimmern kommen in diesem Darmteil scheinbar nicht vor. Die länglichen Kerne liegen durchschnittlich in der Mitte der Zellen. Distal von ihnen sind dem

Plasma oft feine gelbe Körnchen eingelagert. Die Furche tritt dadurch deutlich hervor, daß die Zellen ihres Epithels festergefügt und weniger vakuolenreich sind. Die nach außen hin gelegene Muskelschicht ist kräftiger als am Ende des Dünndarmes, die Bindegewebsschicht noch ebenso breit und pigmentreich. — Allmählich bildet sich ein Epithel aus, das an der rechten Seite des Enddarmes flache oder gar keine Falten zeigt, an der linken Seite zahlreiche flache Falten, an der oberen und unteren Mediane dagegen sehr tiefe. Die Falte der unteren Mediane zeigt bald auch deutliches Flimmerepithel. Die Anordnung bleibt bis fast an das Ende des Darmes die gleiche. Schließlich kommen zur ventralen Falte noch andere hinzu, bis wieder die ganze Darmwand gefaltet ist. Nur in die größeren greift zunächst die innere Bindegewebsschicht mit ein. Die Ringmuskelschicht verbreitert sich allmählich, die Falten werden tiefer und die Ringmuskelschicht stülpt sich mit in sie hinein. Jedenfalls ist dies nur ein Kontraktionszustand, zeigt aber, wie kräftig hier eine Kontraktion wirkt. Auch das äußere Bindegewebe ist hier von derben Muskelsträngen durchzogen. — Um die Afteröffnung herum treten zwischen den gewöhnlichen Enddarmepithelzellen zahlreiche Zwischenräume und Sekretzellen mit hellem Plasma und feiner Wabenstruktur auf Die Kerne der gewöhnlichen Zellen (Taf. 5, Fig. 34 *stz*) liegen im distalen, die der Sekretzellen (Taf. 5, Fig. 34 *dr.z*) im basalen Drittel. Manche der Sekretzellen sind mit körnigem, durch Hämatoxylin dunkelblau gefärbtem Schleim erfüllt. Die Flimmern, die wohl durchweg hier vorkommen, waren meist abgerissen. Das die Enddarmpapille umgebende Epithel der Mantelhöhle hat hier dieselbe Beschaffenheit. Zuweilen sind am Grunde des Epithels Ballen kleiner gelber Körnchen eingelagert, sie schienen entweder in den Hohlräumen zwischen den Zellen oder in den Sekretzellen zu liegen.

Bei Paludina viv. wimpert nach Gartenauer (1875) die Innenfläche des ganzen Enddarmes, ebenso bei Cyclostoma el. nach Garnault (1887). Hier sollen zwischen dem gewöhnlichen Epithel auch Schleimzellen vorkommen.

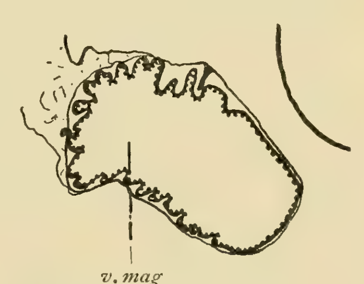
IV. Zusammenfassung und Vergleich mit anderen Prosobranchiern.

a) Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse:

Der Darmkanal beginnt mit einer Vor- und Mundhöhle (Textfig. 7 und Tafel 1, Fig. 5). Die Mundhöhle wird gegen

die Bukkalhöhle durch zwei Kiefer abgeschlossen. Sie sind oben miteinander verwachsen und werden von einem Feld besonderer Zellen abgeschieden (Textfig. 11, Taf. 2, Fig. 6 und Taf. 3, Fig. 16). — Die Umhüllungsschichten des Pharynx stehen in bestimmtem Zusammenhang mit denen von Ösophagus und Radulascheide (Taf. 1, Fig. 1). — In der Bukkalhöhle befinden sich paarige dorsale und laterale Bukkaltaschen und eine unpaare hintere Bukkaltasche (Textfig. 9, Taf. 1, Fig. 4 u. 5 und Taf. 2, Fig. 10). — Die Bukkalhöhle wird zum Teil von Zylinderepithel mit Cuticula, zum Teil von Schleimdrüsenepithel ausgekleidet. — Vorn am Zungenwulst empor zieht sich ein sogenannter Subradularhöcker ohne Sinneszellen und Ganglien (Textfig. 9 und Taf. 1, Fig. 5). — Im Zungenwulst liegen zwei Stützplatten von teils chondroidem knorpelähnlichem, teils chordoidähnlichem Bau (Textfig. 13, Taf. 1, Fig. 4, Taf. 3, Fig. 18 u. Taf. 4, Fig. 19).

Neben dem Ösophagus liegen zwei Speicheldrüsen. Ihre Azini münden in Gänge, die sich in je einem Hauptausführgang sammeln. Die Hauptausführgänge münden vor dem Schlundring in die dorsalen Bukkaltaschen (Textfig. 1, 6 und Taf. 1, Fig. 4). Das Epithel der Nebenausführgänge besteht aus meist flimmerlosen Zylinderzellen, das der Hauptausführgänge aus flimmerlosen Schleimzellen (Taf. 4, Fig. 20 u. 25).



Textfig. 25. Querschnitt durch den Vormagen. Vergr. 15 mal.

Die Mündung der Radulascheide unten in den Pharynx wird von einem mit dicker Cuticula bekleideten Epithelwulst verschlossen (Textfig. 9 und Taf. 1, Fig. 5). — Die Radula ist eine typische Tänioglossenradula. In einer Querreihe stehen sieben Zähne, doch nach der Formel 1 + 2 + R + 2 + 1 (Textfig. 12). Die Radulatasche ist sehr lang, ihr Hinterende nach vorn umgeschlagen und oft aufgerollt (Textfig. 10). In ihrem zweizipfeligen Hinterende liegen sieben Gruppen von langen schmalen Odontoblasten, deren jede einen Zahn abscheidet. In den dahinter liegenden Zellen des supraradulären Epithels sind zahlreiche mitotische Kernteilungen zu beobachten. Das subraduläre Epithel erniedrigt sich sehr schnell nach vorn hin. Doch liegt unter jedem Zahn ein Polster höherer Zellen. — Nach vorn hin nehmen die Zähne an Stärke zu, und zwar durch Schmelzabsonderung vom

supraradulären Epithel her. Die Zähne rücken im Zusammenhang mit der Basalmembran und dem subradulären Epithel vor. Das vorgeschobene Epithel trägt wahrscheinlich zur Bildung des Subradularhöckers bei (Taf. 4, Fig. 21, 22, 23 u. 24). — Über die Radulascheide stülpt sich von hinten her die Aorta cephalica. Sie bildet um den Pharynx herum einen Sinus und sendet von dem Radulasinus aus nach unten einen Ast in den Fuß, nach oben zwei Äste an die Speicheldrüsen (Textfig. 6 und Taf. 2, Fig. 11).

Zwischen Radulascheide und Ösophagus liegt in der Hinterwand des Pharynx eine feste, elastische Bindegewebsmasse (Taf. 2, Fig. 11).

Hinten oben vom Pharynx geht der Ösophagus ab. Er ist durchweg von flimmerndem Drüsenepithel ausgekleidet (Textfig. 6 und Taf. 4, Fig. 26). Unten an der Grenze von Bukkalhöhle und Ösophagus mündet jederseits eine Schlundtasche (Textfig. 6, 9 und Taf. 2, Fig. 7). — Der Ösophagus geht im hinteren Abschnitt der Leibeshöhle in den Vormagen über und dreht sich bis dahin um 45^{0} (Textfig. 3, 18—25). In diese Drehung sind die Speicheldrüsen, die Radulatasche und Aorta cephalica einbezogen, nicht aber die Schlundtaschen.

Der Magen zerfällt in fünf Abschnitte: Vormagen, Faltenmagen, Cuticularmagen, ringförmige Ausbuchtung mit Blindsack, konischer Magenabschnitt mit hinterer Ausbuchtung (Taf. 1, Fig. 2 u. 3). Der Faltenmagen zieht bis in die folgende Körperwindung hinauf, der übrige Magen bildet eine Schlinge innerhalb der vordersten Körperwindung. — Der Magen ist von hohem Zylinderepithel ausgekleidet. Es trägt im Vormagen, Faltenmagen und der hinteren Ausbuchtung kurze Stäbchen und lange Flimmern, im Cuticularmagen eine verschieden dicke Cuticula, in der ringförmigen Ausbuchtung und dem Blindsack kurze Stäbchen, im konischen Magenabschnitt stellenweise lange breite Stäbchen. Bis auf diese Stellen ist seine Funktion im wesentlichen sekretorisch (Taf. 4, Fig. 27 und Taf. 5, Fig. 28 u. 29).

Im Magen liegt oft ein Kristallstiel, der vom Cuticularmagen aus fast durch den ganzen konischen Magenabschnitt hindurchreicht. Seine Entstehung ist abhängig von der Nahrungszufuhr und wahrscheinlich von Bedeutung für die Einwirkung der verdauenden Magen- und Lebersekrete auf die Nahrung (Textfig. 14).

In die ringförmige Ausbuchtung münden nebeneinander die Ausführgänge der Leber. Ihr Epithel gleicht im Unterende dem

der Ausbuchtung und setzt scharf gegen das Leberepithel ab (Textfig. 15 und Taf. 5, Fig. 31). Die Leber läßt undeutlich zwei Lappen erkennen. Das Epithel ihrer Azini besteht aus Leber-, Sekret- und Kalkzellen (Taf. 5, Fig. 33).

Der Dünndarm beschreibt fünf ziemlich konstante Windungen. Er ist vorwiegend von flimmerndem Drüsenepithel ausgekleidet. Durch seine ganze Länge verläuft eine Flimmerfurche (Taf. 1, Fig. 2 u. 3 und Taf. 5, Fig. 33).

Der Enddarm läuft an der Decke der Mantelhöhle entlang und mündet in ihrer rechten Vorderecke. Die Flimmerfurche setzt sich in ihm fort. Vor der Afteröffnung trägt sein Epithel Schleimzellen und Flimmern (Textfig. 2, Taf. 4, Fig. 2 u. Taf. 5, Fig. 34).

b) Vergleich mit anderen Prosobranchien.

Für den Vergleich von Cyclophorus ceylanicus mit anderen Prosobranchiern sind vor allem wichtig folgende Punkte des Darmkanales: Kiefer, Subradularhöcker, Aorta cephalica mit Kopfsinus, Bukkaltaschen; Speicheldrüsen, Zungenklappe, Schlundtaschen, Drehung dieser Qrgane; Magen, Leber; Dünndarm.

K i e f e r. Große Ähnlichkeit mit den Kiefern von Cyclophorus ceylanicus haben die von Frank (1913) für die Trochide Photinula taeniata beschriebenen Gebilde. Bei ihnen stoßen die Seiten- und Mittelplatten je einer Seite oben zusammen. Außerdem ragen sie mit gezähntem Rande frei in die Pharyngealhöhle vor, wobei der Rand innen und außen so von Cuticula bedeckt ist, daß nur die Zähne freibleiben. Und ebenso wie bei Cyclophorus ceylanicus werden die Kiefer von einem Epithel abgeschieden, dessen Zellen durch schmale Zwischenräume voneinander getrennt sind. Auch die Kiefersubstanz selbst besteht aus einzelnen Plättchen, doch haben sie rhombische Gestalt und stehen schräg auf den abscheidenden Zellen. — Auch bei Tänioglossen bestehen die Kiefer wie bei den Diotocardiern im allgemeinen aus zwei Hälften (Simroth 1896—1907), die Kiefer fehlen aber oft, z. B. bei Cyclophorus ceylanicus.

S u b r a d u l a r h ö c k e r. Einige neuere Bemerkungen über dieses Organ sind bei Simroth (1896—1907) und Hescheler (1900) noch nicht berücksichtigt worden, ich gebe deshalb hier eine kurze Zusammenfassung der darauf bezüglichen Beobachtungen. Einen Überblick gibt schon Simroth (S. 321 und 546), und Hescheler hält es immerhin für möglich, daß sich bei Diotocardiern

ein Rest des Subradularorganes der Chitoniden erhalten habe, der durch einen vor der Radula in der Mundhöhle gelegenen Höcker ohne Sinneszellen repräsentiert werde. Bei Docoglossen, und zwar Acmaea testudinalis Müller beschreibt Fräulein Willers (1901) ein solches Gebilde als Subradularorgan. Ein Ganglion konnte sie nicht darin finden und über das Vorkommen von Sinneszellen kann sie nichts Sicheres aussagen. Das Innere des Höckers besteht bei Acmaea aus Bindegewebe, das von Muskelfasern durchzogen wird. Sie meint, es sei ohne ein genaues Studium des Epithels und der Innervation unmöglich, zu sagen, ob das Organ als ein rudimentäres oder als ein noch funktionierendes anzusehen sei. Bei zwei konservierten Tieren fand sie den Odontophor so aus dem Munde vorgestreckt und dabei die Radula so zurückgehalten, daß das Subradularorgan die Spitze des Odontophors bildete. Sie läßt es dahingestellt, ob es sich hier um ein Kunstprodukt handele. — Ein entsprechendes Organ bei Helcioniscus ardosiaeus nennt Thiem (1915) „Sublingualorgan". Hier ist bemerkenswert der gefaltete cuticulare Überzug und die Innenausfüllung durch Muskulatur und Blutlakunen. Versorgt wird das Organ von einem vom Labialbukkalkonnektiv stammenden Nerv. Ein Ganglion sah er nicht. — Bei Rhipidoglossen beschreibt Haller (1884, S. 80) den Subradularhöcker als eine höckerförmige Einstülpung der Schleimhaut unter dem Beginne der Radula und medianwärts von den Bukkalknorpeln. Die Unterlage bilden eine Grenzmembran und eine starke Muskelschicht. Die Oberfläche trägt viele Querfurchen. Das Epithel ist hoch, zylindrisch und wimperlos, mit einem cuticularen Überzuge. Dazwischen kommen Becherzellen vor, Sinneszellen fehlen ganz. Von hinten her treten zwei Subradularnerven an den Höcker heran, ohne zuvor in Ganglien überzugehen. Für die Trochiden Monodonta turbinata, Gibbula cineraria und Photinula taeniata konnte Frank (1913) ein Subradularorgan ebensowenig feststellen wie Thiele (1892). — Bei Monotocardiern soll nach Haller (1890, S. 275) ein Subradularhöcker mit zwei Nerven vorkommen bei Cypraea testudaria. Auch für Natica lineata erwähnt er 1892 einen Subradularhöcker. — Auch wenn man nun mit Haller den Höcker als Rest des Subradularorganes der Chitoniden bezeichnet, ist damit noch nichts über seine Funktion gesagt. Aus dem Fehlen von Sinneszellen kann man höchstens schließen, daß er nicht mehr als Sinnesorgan funktioniert. Und doch sollte man, bei Cyclophorus ceylanicus wenigstens, annehmen, daß das wohlentwickelte Gebilde irgend eine

Bedeutung hat. Dazu scheint es mir wichtig, daß Boutan (1885, S. 23) bei Fissurella ein Vorstoßen der Radula außer durch Muskel auch durch Blut vermutet, ähnlich wie er es bei Nassa reticulata experimentell festgestellt hat. Hierfür sprechen auch die verschiedenen Kontraktionsstadien der Subradularhöcker bei Cyclophorus ceylanicus und bei Acmaea testudinalis Müller und auch die sinösen Hohlräume, die fast stets im Innern der Subradularhöcker beschrieben werden. Es ist also sehr wahrscheinlich, daß der Subradularhöcker einmal durch das in ihn eindringende Blut das Vorstülpen der Radula erleichtert, beim Zurückziehen der Radula aber etwa abrutschende Nahrungsteile doch noch in den Mund befördert. Auf Grund dieses Zusammenhanges mit der Radula aber könnte man sich den Subradularhöcker auch auf andere Weise entstanden denken, denn als Rest des Subradularorganes. Ich wies schon beim Vorrücken der Radulazähne darauf hin, daß das subraduläre Epithel nach vorn kontinuierlich in das des Subradularhöckers und die Basalmembran ebenso in die des Höckers übergehe, daß also der Höcker sich möglicherweise erst aus vorgeschobenem subradulären Epithel, zum Teil wenigstens, bilde. Gewißheit hierüber könnte erst der Vergleich verschieden alter Schnecken in Bezug auf die Ausbildung des Subradularhöckers geben. Doch ist es immerhin auffallend, daß ein Subradularhöcker bisher meist bei Formen beschrieben worden ist, die eine lange Radula haben. Die von Fissurella z. B. soll $^1/_2$mal so lang sein wie das Tier, die von Helcioniscus ardosiaeus sogar $2^1/_2$mal so lang, die von Cyclophorus ceylanicus ist ungefähr so lang wie die Mantelhöhle. Eine lange Radula aber läßt auf starke Abnutzung der Zähne, also starkes Vorrücken der Radula schließen. Andererseits endet nach Frank (1913) bei den Trochiden, bei denen er einen Subradularhöcker nicht nachweisen konnte, die Radula schon über dem Kropf. Dabei lassen Monodonta turbinata und Gibbula cineraria durch ihren hinteren Magenblindsack auf vorwiegend animalische Kost schließen. Wenn meine Auffassung richtig ist, müßten sich Subradularhöcker auch bei höheren Prosobranchiern nachweisen lassen, und zwar ebenso als Folgeerscheinung harter Pflanzennahrung wie eine lange Radula bzw. ein langer Dünndarm. — Das Vorkommen von Subradularnerven spricht an sich noch nicht gegen eine solche Deutung. Denn Haller (1890, S. 275) gibt z. B. für Paludina Subradularnerven an, bei der ich statt eines Subradularhöckers auf Längsschnitten nur zwei schwache Querfalten unten am Vorderende der Zunge beobachten konnte.

Aorta cephalica und Kopfsinus. Im allgemeinen teilt sich bei Prosobranchiern die Aorta cephalica hinter dem Pharynx in mehrere Äste, die einzeln an die verschiedenen Organe des vorderen Darmabschnittes herantreten. Bei verschiedenen Formen dagegen liegt die Radulascheide ganz in der Aorta eingeschlossen und diese bildet einen Kopfsinus. AMAUDRUT (1898) gibt eine eingehende Übersicht hierüber und kommt zu folgendem Ergebnis: „Chez Patelle, Nérite, Navicelle, l'aorte aborde la papille par sa face supérieure; chez Haliotide, Cyclophore, Ampullaire, Janthine, la papille est en relation ave l'aorte par son extrémité postérieure, taudis que chez les Pulmonés (Arion, Helix, Limax) l'aorte vient s'ouvrir dans la lacune en un point où celle-ci peut être considérée comme faisant encore partie du bulbe. Il est bien probable, qu'entre ces cas extrêmes existent tous les intermédiaires; l'un d'eux déjà nous est offert par les Paludines." Auch bei Fissurella wird von BOUTAN (1885) ein vorderer Sinus erwähnt Hiernach scheint eine Verlagernng der Radulascheide in die Aorta sowohl bei niederen als auch bei höheren Prosobranchiern vorzukommen. Doch vermag ich darin weder systematische Beziehungen noch einen Zusammenhang mit der Lebensweise zu erkennen. So kann ich nur feststellen, daß bei Cyclophorus ceylanicus die Verhältnisse ganz ähnlich liegen wie bei dem von AMAUDRUT beschriebenen Cyclophorus volvulus. Paludina bildet nach AMAUDRUT insofern einen Übergang, als bei ihr die Aorta von unten her an die Radulascheide herantritt und dadurch ihre beiden vorderen Drittel direkt in die Aorta zu liegen kommen. Mit diesem Blutraum ist dann die Schicht, die das hintere Drittel der Radulascheide zu äußerst umgibt, durch Lakunen verbunden. Auch bei Cyclostoma elegans sind Pharynx und Radulascheide von einer äußersten Schicht umgeben, doch steht die Aorta cephalica nicht in direkter Verbindung damit.

Dorsale Bukkaltaschen kommen nach HESCHELER (1900, S. 291) allen Diotocardiern zu, erhalten sich noch bei einigen Monotocardiern (Cyclophorus, Ampullaria) und verschwinden dann in dieser Abteilung gänzlich. — Bei den Trochiden Monodonta turbinata und Gibbula cineraria z. B. beschreibt FRANK (1913) zwei Bukkaltaschen, die jederseits in der Wand des oberen Teiles der Pharyngealhöhle eine Einstülpung bilden. Ihr Epithel besteht aus Zylinderzellen und vereinzelten Schleimzellen. In sie münden die Ausführgänge der Speicheldrüsen. Bei der zu den Neritiden gehörigen Hydrocena cattaroensis Pf. jedoch werden

von THIELE (1910) keine dorsalen Bukkaltaschen erwähnt. — Auch für Pal. viv. und Cycl. el. werden sie nicht angegeben. Bei Cyclophorus volvulus beschreibt sie AMAUDRUT (1898) als kleine Aushöhlungen am Vorderende der oberen Falten der Bukkalhöhle, in die sich die Ausführgänge der Speicheldrüsen öffnen. Doch rechnet er den Teil, den er in seiner Fig. 65 *„pod“* nennt, und den ich bei Cyclophorus ceylanicus noch den Bukkaltaschen zurechnen muß, schon den Ösophagealtaschen zu.

Speicheldrüsen. Nach dem, was HESCHELER (1900, S. 290) über die Speicheldrüsen der Prosobranchier feststellt, sind die Speicheldrüsen von Cyclophorus ceylanicus ebenso wie die von Pal. viv., Cypraea und Cyclostoma elegans typische Monotokardierspeicheldrüsen, obgleich sie noch in dorsale Schlundtaschen ausmünden.

Zungenklappen. Den Rhipidoglossen kommen nach SIMROTH (1896—1907) noch je eine obere und untere Zungenklappe zu, die bei den Trochiden schon kürzer werden. Bei Cyclophorus volvulus (AMAUDRUT (1898) ist noch eine untere Zungenklappe vorhanden. Schwach ausgebildet ist eine untere auch noch bei Cypraea. Für höhere Monotocardier werden keine Zungenklappen mehr angegeben; bei Paludina schon werden keine erwähnt. Die untere Zungenklappe von Cyclophorus ceylanicus, die der von Cyclophorus volvulus gleicht, ist also als primitives Merkmal zu bezeichnen.

Schlundtaschen. Über diese bei allen Diotocardiern auftretenden, den Zuckerdrüsen der Chitoniden ähnlichen Gebilde stellt HESCHELER (1900) allgemein fest, „daß diese Differenzierungen des Ösophagus am besten ausgebildet sind bei räuberisch lebenden, karnivoren Formen, daß in den verschiedensten Gruppen mit phytophager Lebensweise Reduktion derselben und dafür stärkere Ausbildung des Mitteldarmes eintritt“. Für Rhipidoglossen werden typische paarige Schlundtaschen beschrieben bei Haliotis von WEGMANN (1884) und Fissurella von BOUTAN (1885). Bei den Trochiden Gibbula cineraria und Photinula taeniata stülpen sich nach FRANK (1913) jederseits vorn am Ösophagus zwei Taschen aus, die sich jedoch hinten zu einem Kropf vereinigen. Nach HALLER (1894) soll die Vorderdarmerweiterung von Trochus gibberosus bzw. Turbo rugosus sogar schon durchaus einheitlich sein und keine lateralen Taschen mehr aufweisen. Anders bei Neritiden. Bei Neritina fluviatilis beschreibt LENSSEN (1899) zwei „Sacs glandulaires“. Er hält sie für Speicheldrüsen und

rechnet sie deshalb dem Pharynx zu, doch entsprechen sie nach Lage und Bau ganz den paarigen Schlundtaschen anderer Rhipidoglossen. Auch bei Hydrocena entwickeln sich nach THIELE (1910) aus drüsigen Seitenteilen der Pharyngealhöhle heraus nach unten zu zwei weite Säcke, die er als Vorderdarmdrüsen bezeichnet und die wohl auch als Schlundtaschen aufzufassen sind. — Bei Monotocardiern kommen paarige Schlundtaschen nur noch vor bei Cyclophoriden und Ampullariiden, für die sie AMAUDRUT (1898) eingehend beschreibt. Bei Cyclophorus volvulus münden die erweiterten Schlundtaschen mit einem engeren Stück dicht hinter dem Ösophagusanfang in diesen ein. Von hier aus sollen sich zwei Vertiefungen an der dorsalen Pharynxwand nach vorn ziehen, die AMAUDRUT noch den Schlundtaschen zurechnet und in seiner Fig. 65 „*pod*“ nennt. (S. bei „Dorsale Bukkaltaschen“.) Die Längsachse der Schlundtaschen liegt dem Ösophagus parallel, bei Ampullaria, deren Schlundtaschen ihnen sonst gleichen, liegt sie senkrecht dazu. Bei Pal. viv. traten am Vorderende des Ösophagus nur Aussackungen der Seitenwände auf, die AMAUDRUT (1898) als Homologa der Ösophagealtaschen der Diotocardier ansieht. BOUVIER (1887) schließt wegen des Verschwindens der unteren Furchen zwischen ihnen auf die Verwandtschaft der Paludinen mit dem Trochiden. Cypraea testudinaria L. hat nach HALLER (1890, S. 277) eine kompliziert gebaute unpaare Vorderdarmerweiterung, die ebenso wie die der Naticiden „eine Entwicklung der großen selbständigen Vorderdarmdrüse der höchsten Prosobranchier vorstellt“. Bei Cyclostoma elegans dagegen zeigt der Ösophagus keine Erweiterung. — Die Schlundtaschen von Cyclophorus ceylanicus sind also als primitives Merkmal anzusehen. Betrachtet man sie außerdem mit HESCHELER als Kennzeichen für Karnivorie, so lassen sie sich bei der durch den übrigen Darmkanal verbürgten rein vegetabilischen Ernährungsweise von Cyclophorus ceylanicus nur als Rudimente früherer Karnivorie erklären. Eine Parallelerscheinung hierzu würde das Vorkommen der paarigen Schlundtaschen bei Neritina fluviatilis und Hydrocena cattaroensis Pf. sein.

Drehung des vorderen Darmabschnittes. Nach HESCHELER (1900, S. 296) zeigt der vordere Teil des Ösophagus samt den Schlundsäcken bei Diotocardiern stets eine Drehung um 180° von rechts nach links um die Längsachse, was besonders deutlich am Verlaufe gewisser Längswülste im Innern des Ösophagus zu erkennen ist. — Auf diese Drehung weist WILLCOX (1898)

bei Acmaea fragilis Chemnitz hin, wenn sie auch die Schlundtaschen dabei unberücksichtigt läßt. Und bei Haliotis gibt WEGMANN (1884) eine Drehung auch der Schlundtaschen mit an. Dagegen muß auffallen, daß AMAUDRUT (1898) die Schlundtaschen von Cyclophorus volvulus nicht mitgedreht fand, obwohl Darm, Nerv, Arterie und Speicheldrüsen ebenso wie bei den Diotocardiern gedreht waren. Er erklärt sich das entweder durch eine Verschiebung der Drehungsregion von vorn nach hinten oder besser durch eine nachträgliche Verlängerung der vordersten Darmpartie. Diese Erklärung erscheint mir wahrscheinlicher, weil man eine Verlängerung der vordersten Darmpartie bei Monotocardiern schon dafür annimmt, daß die Ausführgänge der Speicheldrüsen im Gegensatz zu denen der Diotocardier durch den Schlundring hindurchtreten, der während der Verlängerung an dem ursprünglichen Platze geblieben ist. Diesem Typus aber folgen schon die Speicheldrüsen von Cyclophorus volvulus sowohl als auch von Cyclophorus ceylanicus. Außerdem sind auch bei Cyclophorus ceylanicus die Schlundtaschen nicht mit in die Drehung des vorderen Darmabschnittes einbegriffen. Ähnlich wie bei Cyclophorus ceylanicus liegen die Verhältnisse bei Pal. viv. Nach AMAUDRUT (1898, S. 202) sind auch hier Ösophagus, Nerv und Aorta gedreht, doch verläuft nach seiner Textfigur 45 der vorderste Teil des Ösophagus mit den seitlichen Ausbuchtungen noch gerade nach hinten. Auch bei Cycl. el. ist der ganze Komplex mit Ausnahme des vordersten Ösophagusteiles gedreht.

Magen. Nach SIMROTH (1896—1907, S. 541) ist am Darm der Prosobranchier im Gegensatz zu dem der Neomenien die Knickung charakteristisch, so daß der Darm **U**- oder **V**-förmig und die Umbiegungsstelle wohl durch mechanische Stauung zum Magen ausgeweitet wird. Infolge der Umbiegung kommt im hinteren Schenkel die obere Leitrinne ventral zu liegen. — Die Docoglossen besitzen nach HALLER (1894) einen nicht so ausgesprochenen Magen wie die übrigen Prosobranchier, sondern nur einen langen weiten Darmabschnitt, in den die Leber mündet. Auch soll er mit Ausnahme der Flimmerrinne nur von einerlei Epithel ausgekleidet sein, dessen Stäbchenbesatz auf resorbierende Tätigkeit schließen läßt. — Von den Rhipidoglossen an soll eine Sonderung in einen vorderen sezernierenden Magenabschnitt und einen hinteren resorbierenden auftreten. Schon 1892 erwähnt er diese beiden Abschnitte, an deren Grenze die Lebermündungen liegen. Er bringt Beispiele dafür von den Rhipidoglossen bis zu

den höheren Neotaenioglossen. Für die systematische Einordnung von Cyclophorus ceylanicus sind besonders wichtig die Magenverhältnisse von Haliotiden, Trochiden und Neritiden. Über den Magen von Haliotis liegen Untersuchungen vor von Wegmann (1884) und Haller (1894). Er zerfällt demnach in einen vorderen sezernierenden und einen hinteren resorbierenden Abschnitt, die durch eine Querfalte voneinander getrennt sind. Eine vordere Aussackung ist nicht vorhanden, dagegen ein Drüsenblindsack, der hinter der Trennungsfalte mündet. Vor der Falte münden zwei Leberausführgänge in eine Flimmerrinne. Eine zweite Rinne zieht im sezernierenden Abschnitt entlang, eine dritte vom Coecum aus in den resorbierenden. Im vorderen Abschnitt soll eine gestreifte Cuticula vorkommen. In den Hauptpunkten stimmt also der Magen von Haliotis mit dem von Cyclophorus ceylanicus überein, er unterscheidet sich von ihm hauptsächlich durch den Mangel eines vorderen Blindsackes. Als Beispiel für den Trochidenmagen führe ich die Beschreibungen von Frank (1913) für Monodonta turbinata und Gibbula cineraria an. Er unterscheidet nach Randles eine vordere Ösophageal- und eine hintere Intestinalkammer. Nach hinten setzt sich der Magen in ein Spiralcoecum fort, ist aber im übrigen als einfache Erweiterung des Darmkanales aufzufassen. Von der Ösophagusmündung aus ziehen zwei Falten in das Coecum, die zwischen sich eine Coecalgrube bilden. Diese soll Hallers Flimmerrinne entsprechen und die beiden Lebermündungen aufnehmen. Am Epithel ist wichtig, daß es aus Zylinderzellen besteht, die meist mit Cuticula bedeckt sind, die sich zu Leisten verdicken kann. Nur das Coecum trägt Flimmern. Bei Photinula taeniata fehlen Coecum und Coecalgrube. Haller (1894) findet bei einem Vergleich des Trochidenmagens (Turbo rugosus) mit dem von Haliotis, daß ihm die dritte Flimmerrinne fehlt, und daß sein sezernierender Abschnitt trotz des hinteren spiraligen Drüsenblindsackes stärker ausgebuchtet ist. Abweichend von dem Magen von Cyclophorus ceylanicus ist also auch hier wieder das Fehlen des vorderen Blindsackes, daneben das Fehlen der einen Flimmerrinne. Den Magen von Neritina fluviatilis schließlich beschreibt Lenssen (1899). Auch er zerfällt in zwei Abschnitte, die durch eine Furche voneinander getrennt werden. In dem größeren, ausgeweiteten Ösophagealabschnitt liegen neben der Ösophagusmündung mehrere Lebermündungen Die beiden Abschnitte sind wieder in sich geteilt. Der vordere Teil des großen Abschnittes trägt meist flimmerndes Zylinder-

epithel, der durch einen kutikulaartigen Kamm von ihm abgetrennte hintere Teil eine „L'ame épaisse de substance d'un aspect vitré". Aus dem kleineren Intestinalabschnitt stülpt sich an der Abgangsstelle des Dünndarmes ein kleiner Blindsack aus. Auffallend ist hier die Ausbildung einer Art von „Cuticularmagen" wie bei Cyclophorus ceylanicus; dagegen ist der hintere Blindsack noch geringer ausgebildet als bei Haliotis und auch keine Andeutung eines vorderen vorhanden. Anders bei Hydrocena cattaroensis Pf. Hier biegt nach J. Thiele (1910) der Vorderdarm „hinten nach rechts um und verläuft neben dem Magen weit nach vorn, um schließlich von oben her zusammen mit sehr weiten Lebergängen in diesen eine Strecke weit von seinem blinden Vorderende entfernt einzumünden". Der Magen durchzieht den ganzen rechten Schenkel des Eingeweidesackes. Sein vorderes blindes Ende ist seitlich zusammengedrückt. Neben der Einmündung des Vorderdarmes, und zwar rechts von ihr, erhebt sich eine weit in das Innere des Magens vorspringende Kante, die von einer Epithelfalte und einer hohen, durch diese erzeugten kutikularen Absonderung gebildet wird. Nach hinten hin wird diese Kante allmählich niedriger und verschwindet schließlich, während sich weiter links dorsal und ventral ein Faltenpaar erhebt und den Magen in eine größere rechte und eine kleinere linke Kammer teilt. Diese Falten teilen und vereinigen sich weiterhin noch so, daß im Hinterende des Mageus drei nebeneinanderliegende Abschnitte entstehen, von denen die beiden nach rechts gelegenen blind enden, während der linke in den Darm überleitet. Das Epithel des rechten trägt eine kristallstielartige kutikulare Abscheidung, das des mittleren kräftige Borsten oder Wimpern. Welchen Teilen des Cyclophoridenmagens diese drei Abschnitte entsprechen, kann ich, da nur Schnittbilder gegeben sind, nicht sicher bestimmen, doch ist die Übereinstimmung der übrigen Teile, besonders der Mündung des Ösophagus in den vorderen Blindsack eigenartig genug. Was nun die Verhältnisse bei den Monotocardiern betrifft, so besitzt der Magen von Cypraea testudinaria nach Hallrr (1890, S. 282) „nicht den Typus der sackartigen Mitteldarmerweiterungen (Rhipidoglossen, Naticiden, Rhachiglossen), wenn diese Form auch in situ vorgetäuscht wird, sondern jene hufeisenförmige Gestalt, die wir u. a. bei den Dolideen antreffen". Doch soll er sich in bezug auf den inneren Bau wieder mehr den sackförmigen Mägen anschließen. Nach der Abbildung, die Haller davon gibt (Taf. X, Fig. 21) finde ich außer der Lage der Leber-

mündung auf der Grenze zwischen vorderem und hinterem Abschnitt und der Querfalte am Ende des letzteren keinen Vergleichspunkt mit dem Magen von Cyclophorus ceylanicus. Im Gegensatz hierzu haben die Mägen von Pal. viv. und Cycl. el. wieder viel Ähnlichkeit mit dem von Cyclophorus ceylanicus (s. S. 54). Wichtig ist bei beiden die teilweise Cuticulaauskleidung des vorderen Magenabschnittes und das Fehlen des hinteren Blindsackes und bei Cycl. el. die Ausbildung eines großen vorderen Blindsackes. — Nach all dem fordert der Magen von Cyclophorus ceylanicus einen Vergleich und damit eine Erklärung vor allem in bezug auf den vorderen und hinteren Blindsack und die kutikulare Auskleidung, während die Sonderung in zwei Hauptabschnitte und die Flimmerfurchen allgemeinere Prosobranchiermerkmale zu sein scheinen. — Nach HALLER soll nun der sezernierende Magenabschnitt bei exquisiten Pflanzenfressern, z. B. den Neritaceen unter den Rhipidoglossen, stark rückgebildet werden, während umgekehrt Drüsen bei den ärgsten Raubschnecken (Natica) am mächtigsten entwickelt auftreten. Er schließt hieraus, daß Magendrüsen bei überwiegend animalischer Kost erforderlich sind. Nun aber faßt er den hinteren Drüsenfortsatz der Haliotiden und Trochiden z. B. als Konzentration der Magendrüschen auf. Und da diese in der Gezeitenzone lebenden Tiere neben vegetabilischer Kost wohl auch animalische zu sich nehmen, so zeigt die Reihe der Neritaceen, Fissurelliden, Haliotiden, Trochiden alle Übergänge von einem Magen ohne hinteren Blindsack bis zu einem solchen mit wohl ausgebildetem Spiralcoecum. Und bei den aquatilen bzw. terrestrischen, also wohl vegetabilisch lebenden Paludinen und Cyclostomiden ist kein hinterer Blindsack vorhanden. — Andererseits ist ein vorderer Blindsack angedeutet bei Pal. viv. und wohl ausgebildet bei Cycl. el. Ebenso ist ein vorderer Blindsack nicht vorhandeu oder möglicherweise durch eine Furche im ausgeweiteten Vorderende des Magens angedeutet bei der im Süßwasser lebenden Neritina fluviatilis, während er bei der auf dem Lande lebenden Hydrocena cattaroensis Pf. ebenso stark entwickelt ist wie bei Cyclophorus ceylanicus. Der Schluß liegt also nahe, daß der vordere Blindsack von Cyclophorus ceylanicus eine Anpassung nicht nur an vegetabilische, sondern insbesondere an terrestrische Lebensweise ist. Und zwar muß sein Epithel ein anderes Sekret abscheiden als das des hinteren Blindsackes. Dessen Vorkommen bei Cyclophorus ceylanicus kann ebenso wie das der paarigen Schlundtaschen nur so erklärt werden, daß man ihn als

von den Rhipidoglossen ererbtes Merkmal ansieht, das sich vielleicht infolge sehr raschen Überganges vom Wasser- zum Landleben noch erhalten konnte. — Die Cuticularauskleidung schließlich im Magen von Cyclophorus ceylanicus ist wohl auf die Aufnahme von Sand mit der Nahrung zurückzuführen. Jedenfalls werden nach SIMROTH (1896—1907) Cuticulargebilde im Magen nur für Tiere angegeben, die irgendwelche Hartteile mit in der Nahrung aufnehmen. Bei Neritina z. B. werden in der im allgemeinen vegetabilischen Nahrung öfters Spongillennadeln gefunden.

Leber. Im Bau der Leber läßt sich eine fortschreitende Verschmelzung feststellen, wenn auch ihre Ausbildung und Lage im Einzelnen ziemlich wechseln. Nach HESCHELER (1900, S. 303) ist die Verdauungsdrüse der Gastropoden ursprünglich paarig, symmetrisch. Später verkümmert meist bei rechtsgewundenen Formen die rechte, bei linksgewundenen Formen die linke Hälfte. „Bei den Rhipidoglossen lassen sich die beiden Leberhälften noch leidlich unterscheiden, auch sind gewöhnlich zwei Mündungen in den Magen vorhanden, die im vorderen Abschnitt desselben liegen.“ „Bei Haliotis und den Trochiden kann man an der äußerlich unpaaren Verdauungdrüse immerhin einen kleineren vorderen Abschnitt, die rechte Hälfte, und einen größeren hinteren, die linke Hälfte, unterscheiden; die beiden Mündungen liegen nicht neben-, sondern hintereinander.“ „Bei den höheren Prosobranchiern, ausgenommen Valvata, ist meist nur eine Hälfte der Verdauungsdrüse, bei rechtsgewundenen die linke, gut ausgebildet, die andere aber reduziert; die Reduktion geht bei einigen Formen bis zum vollständigen Schwunde, so bei Paludina.“ Gewöhnlich sind zwei Mündungen in den Magen vorhanden, die sich manchmal weit voneinander entfernen. Pal. viv. hat trotz ihrer unpaaren Leber nach LEYDIG ein bis zwei Mündungen. Bei Cypraea testudinaria beschreibt HALLER (1890, S. 283) eine unpaare schmale Leber, die mit einem kurzen Ausführgang in den Magen mündet. Nur einmal fand er neben dem ersten einen kurzen zweiten Gang. Cycl. el. hat einen größeren linken und einen kleineren rechten Lappen, sowie zwei weit auseinander liegende Mündungen. — Cyclophorus ceylanicus steht also mit seinen zwei nur auf der Außenseite miteinander verwachsenen Leberlappen und den zwei dicht hintereinander liegenden Mündungen wieder den Rhipidoglossen nahe.

Dünndarm. Der Dünndarm wird ebenso wie die Stützplatten stärker als andere Organe von der augenblicklichen Lebens-

weise des Tieres beeinflußt, aus seiner Ausbildung läßt sich also kaum ein Schluß ziehen auf die systematische Stellung des betreffenden Tieres. Der Wert eines langen Dünndarmes besteht auch hier in der Resorption pflanzlicher Nahrung. So soll sich nach SIMROTH (1896—1907) der Dünndarm umsomehr verlängern, je mehr bei Tieren der Gezeitenzone, z. B. in der gemischten Kost, die Algen vorwiegen: Docoglossen, Rhipidoglossen, Calypträiden, oder wenn viel Tang aufgenommen wird: Pteroceras z. B. Hiermit hängt es denn wohl auch zusammen, daß die terrestrisch lebenden Cyclophorus ceylanicus und Cycl. el. einen längeren Dünndarm haben als die im Süßwasser lebende Pal. viv., ebenso wie bei beiden ein vorderer Magenblindsack vorhanden ist.

Im ganzen läßt sich also auch für den Darmkanal von Cyclophorus ceylanicus feststellen, was Fräulein KRETSCHMAR schon am Nervensystem beobachtete, daß nämlich neben primitiven Merkmalen Eigenschaften auffallend hoher Entwicklungsstufen auftreten. Und zwar wird am Darmsystem deutlicher als am Nervensystem, daß diese mit dem Übergang der Cyclophoriden zum Landleben, d. h. hier zu ausgesprochen pflanzlicher Nahrung zusammenhängen. Die primitiven Merkmale dagegen weisen auf die Rhipidoglossen hin. Was nun ihre Ableitung von diesen betrifft, so stellt BOUVIER (1887) auf Grund des Nervensystems einmal ihre Verwandtschaft mit den Turboniden bzw. den Trochiden fest, dann aber auch ihre große Ähnlichkeit mit den Paludiniden. Die Frage dagegen, ob die Cyclophoriden nun durch die Paludiniden mit den Rhipidoglossen zusammenhägen oder durch eine noch unbekannte oder schlecht bekannte aquatile Zwischenform, vermag er nicht zu lösen, da in einigen Punkten des Nervensystems die Cyclophoriden denRhipidoglossen näher stehen, in anderen die Paludiniden. Doch neigt er dazu, die Paludiniden als Übergangsform zwischen beiden anzunehmen, da sie im unteren Jura aufgetreten seien, die Cyclophoriden aber erst im Eozän. Schon hieraus ergibt sich, daß HALLERS Vermutung, die Cyclophoriden seien älter als die Paludiniden, nicht zutreffen kann, obwohl Cyclophorus ceylanicus durch die paarigen Schlundtaschen und die paarig angedeutete Leber z. B. primitiver organisiert scheint als Pal. viv. So ist eine Lösung wohl nur dadurch möglich, daß man Cyclophoriden und Paludiniden als zwei Stämme ansieht, die sich zwar beide von den Rhipidoglossen, und zwar wahrscheinlich den Trochiden, ableiten lassen, sich aber in getrennter Richtung weiter entwickelt

haben. In den Grundzügen des Darmsystems nämlich haben beide Ähnlichkeit mit den Trochiden. Doch gleicht Cyclophoru ceylanicus den Trochiden mehr durch den Besitz dorsaler Bukkaltaschen, einer unteren Zungenklappe und des hinteren Magenblindsackes, sowie die Andeutung paariger Lebern, was den Paludiniden fehlt, während bei Pal. viv. die geringen Ausbuchtungen der unteren Ösophaguswand der im allgemeinen mehr einheitlichen Vorderdarmerweiterung der Trochiden ähnlicher sind als die paarigen Schlundtaschen von Cyclophorus ceylanicus, und bei Pal. viv. ein vorderer Magenblindsack höchstens angedeutet ist. — Zur Klärung können die Verhältnisse bei den Neritoidea beitragen, wie sie Thiele (1910) auffaßt. Nach ihm sind diese ebenso wie die Tänioglossen mehr oder weniger direkt von den Trochoidea abzuleiten. Ausgangsform ist dabei vermutlich eine Form, die, wie es für Hydrocena ja zutrifft, aus der Strandzone heraus zum Landleben übergegangen ist. So hält er das Fehlen einer Kieme ebenso wie einige andere Merkmale für den ursprünglichen Zustand. Hier scheint es ihm denn „eine bemerkenswerte Tatsache, daß diejenigen Tänioglossen, die sich durch den Besitz eines strickleiterförmigen Pedalnervensystems an die Trochiden anschließen, nämlich Viviparus und Cyclophorus, Bewohner des Süßwassers und des Landes sind“. Dafür nun, daß Cyclophorus ceylanicus wohl ebenso wie Hydrocena direkt aus der Strandzone zum Landleben übergegangen ist, scheint mir besonders der ebenso wie bei Hydrocena ausgebildete vordere Magenabschnitt gerade neben ganz trochidenähnlichen Merkmalen, wie dorsale Bukkaltaschen, Zungenklappe, hinterer Magenblindsack, paarig angedeutete Lebern, zu sprechen. Den Gedanken aber, daß die Neritoidea möglicherweise ein Zwischenglied zwischen Trochoidea und Neotänioglossen darstellen, weist schon Thiele (1910) zurück. Bei Hydrocena, bei der der vordere Magenabschnitt insbesondere auf einen Übergang zu Cyclophorus ceylanicus schließen lassen könnte, sprechen dagegen das Fehlen von Speicheldrüsen, dorsalen Bukkaltaschen und Zungenklappen. Über die Leber gibt Thiele nichts an. Die Ausbildung des vorderen Magenabschnittes, wie bei Cyclophorus ceylanicus, ist also als Konvergenzerscheinung aufzufassen. — Und auch die Annahme, daß Pal. viv. erst später wieder zum Wasserleben übergegangen sei, wie es Thiele z. B. für Neritina annimmt, bzw. daß Cyclophorus ceylanicus in ähnlicher Weise Ausgangsform sei wie Hydrocena, wird durch die oben erwähnten Gründe widerlegt.

Innerhalb der Tänioglossen nun ist auch in bezug auf den Darmkanal die Zusammenfassung von Paludiniden und Cyclophoriden zu einer Untergruppe, gegenüber der Untergruppe der Cypräiden, das Gegebene. Denn nach HALLER (1890) hat sowohl die unpaare Vorderdarmerweiterung als auch die unpaare Leber von Cypraea testudinaria Ähnlichkeit mit der der höchsten Prosobranchier. Und auch den Magen kann ich außer in der Lage der Lebermündungen und der hinteren Begrenzung des Magens in nichts dem von Cyclophorus ceylanicus und damit auch Pal. viv. vergleichen.

Abkürzungen im Text:

Fig. = Figur.
Textfig. = Textfigur.
Taf. = Tafel.
Pal. viv. = Paludina vivipara
Cycl. el. = Cyclostoma elegans.

Literaturverzeichnis.

1) AMAUDRUT, A., Structure et mécanisme du bulbe chez les Mollusques. Compt. rend. acad. Paris 1897, Tome CXXIV.
2) Ders., La partie antérieure du tube digestif et la torsion chez les Mollusques gastéropodes. Ann. scienc. nat. Zool. (8) 1898, Tome VII.
3) BARFURTH, D., Über den Bau und die Funktion der Gastropodenleber. Archiv f. mikr. Anat. 1883, Bd. XXII.
4) Ders., Vergleichend-histochemische Untersuchungen über das Glykogen. Archiv f. mikr. Anat. 1885, Bd. XXV.
5) BERNARD, F., Recherches sur les organes palléaux des Gastéropodes prosobranches. Ann. scienc. nat. Zool. (7), Tome IX. Paris 1890.
6) BIEDERMANN-MORITZ, Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. III. Über die Funktion der sogenannten „Leber“ der Mollusken. PFLÜGERS Archiv 1899, Bd. LXXV.
7) Dies., 1911, s. bei WINTERSTEIN.
8) BLOCH, J., Die embryonale Entwicklung der Radula von Paludina viv. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 1896, Bd. XXX.
9) BRONN'S, Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Mollusca. Bearb. von SIMROTH. Leipzig 1896—1907.
10) BOUVIER, E. L., Système nerveux, morphologie générale et classification des Gastéropodes prosobranches. Ann. scienc. nat. Zool. (7), Tome III. Paris 1887.
11) BOUTAN, L., Recherches sur l'anatomie et le développement de la Fissurelle. Arch. Zool. Exp. Gén. (2) 1885, III bis.
12) BREGENZER, A., Anatomie und Histologie von Bythinella Dunckeri. Diss. 1915.

13) Frank, E. J., Beiträge zur Anatomie der Trochiden. Diss. 1913.
14) Frenzel, J., Über die Mitteldarmdrüse der Gastropoden. Auszug. Archiv f. mikr. Anat. 1885, Bd. XXV.
15) Ders., Über die sogenannten Kalkzellen der Gastropodenleber. Biol. Zentralblatt 1883, Bd. III.
16) Garnault, P., Recherches anatomiques et histologiques sur le Cyclostoma elegans. Act. Soc. Linn. Bordeaux 1887.
17) Gartenauer, K. M., Über den Darmkanal einiger einheimischen Gasteropoden. Diss. 1875.
18) Gibson, H.. Anatomy and Physiologie of Patella vulgata. Part. I. Anatomy. Transactions Royal Soc. Edinburgh 1882—1885, Vol. XXXII.
19) Haller, B., Studien über dokoglosse und rhipidoglosse Prosobranchier. 1894.
20) Ders., Die Morphologie der Prosobranchier. I, II, III, IV. Morph. Jahrb. 1888, Bd. XIV, 1890, Bd. XVI, 1892, Bd. XVIII, 1893, Bd. XIX.
21) Hertwig, R., Lehrbuch der Zoologie. 1912.
22) Hescheler, K., „Mollusca“ in Lang, Lehrbuch der vergl. Anatomie der wirbellosen Tiere. 1900.
23) Kobelt, W., Cyclophoridae. Das Tierreich. Mollusca. 1902.
24) Kölliker, A., Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. 1844.
25) Ders., Untersuchungen zur vergl. Gewebelehre. 1858.
26) Krukenberg, Über die Verdauungsvorgänge bei den Cephalopoden, Gasteropoden und Lamellibranchiern. Unters. a. d. physiol. Inst. der Univ. Heidelberg 1882, Bd. II, 1.
27) Lebert, H., Beobachtungen über die Mundorgane einiger Gasteropoden. Müllers Archiv 1846.
28) Lenssen, J., Système Digestif et Système Génital de la Neritina fluviatilis. La Cellule 1899, Tome XVI (1).
29) Leydig, F., Über Paludina vivipara. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1850, Bd. II.
30) Loisel, G., Les cartilages linguaux des Mollusques. Journ. anat. et physiol. 1893, Ann. XXIX.
31) Meisenheimer, J., Die Weinbergschnecke. Leipzig 1912.
32) Merton, H., Quergestreifte Muskulatur und vesikuloses Gewebe bei Gastropoden. Zool. Anz. 1911, Bd. XXXVII, Nr. 26.
33) Nowikoff, M., Studien über das Knorpelgewebe von Wirbellosen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1912, Bd. CIII.
34) Nussbaum, M., Über den Bau und die Tätigkeit der Drüsen. Archiv f. mikr. Anat. 1882, A. XXI.
35) Oswald, A., Der Rüsselapparat der Prosobranchier. 2. Teil. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 1893, Bd. XXVIII.
36) Plate, L., Studien über opisthopneumone Lungenschnecken. 1891, Bd. IV, 1893, Bd. VII.
37) Ders., Bemerkungen über die Phylogenie und die Entstehung der Assymetrie der Mollusken. Zool. Jahrb. (Anat. u. Ontog.) 1895, Bd. IX.

38) Ders., Über primitive und hochgradig differenzierte Lungenschnecken. Verhandl. d. deutschen zool. Ges. 1897, 7. Jahresversammlung zu Kiel.
39) Rössler, R., Die Bildung der Radula bei den cephalophoren Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1885, Bd. XLI.
40) Rottmann, S., Über die Embryonalentwicklung der Radula bei den Mollusken, I. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1901, Bd. LXX.
41) Rücker, A., Über die Bildung der Radula bei Helix pomatia. XXII. Ber. d. Oberhess. Ges. f. Natur- u. Heilkunde 1883.
42) Schaffer, J., Über den feineren Bau und die Entwicklung des Knorpelgewebes und über verwandte Formen der Stützsubstanz. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1913, Bd. CV.
43) Schnabel, H., Über die Embryonalentwicklung der Radula bei den Mollusken. II. Die Entwicklung der Radula bei den Gastropoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1903, Bd. LXXIV.
44) Schneider, K. C., Histologisches Praktikum der Tiere. 1908.
45) Schuster, M. E., Anatomie von Helcioniscus ardosiaeus H. et J. sive Patella clathratula Reeve. Zool. Jahrb. 1913, Suppl. XIII.
46) Semper, C.. Zum feineren Bau der Molluskenzunge. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1868, Bd. IX.
47) Simroth s. bei Bronn's, Klassen und Ordnungen.
48) Sollas, J., The Molluscan Radula. Anat. journ. of micr. scienc. 1907, Vol. LI.
49) Thiele, J., Zur Phylogenie der Gastropoden. Biol. Zentralblatt 1895, Bd. XV.
50) Ders., H., Über die Anatomie von Hydrocena cattaroensis Pf. Abhandl. der Senckenbergschen naturf. Ges. Frankfurt 1910, Bd. XXXII.
51) Thiem, H., Beiträge zur Anatomie und Phylogenie der Dokoglossen, I. Diss. 1915.
52) Troschel, F. H., Das Gebiß der Schnecken. I. 1856—1863. II. 1866—1879.
53) Wegmann, H., Histoire naturelle des Haliotides. Arch. Zool. Exp. Gén. (2) 1884, Tome II.
54) Willcox, M., A., Zur Anatomie von Acmaea fragilis. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 1898, Bd. XXXII.
55) Ders., Some disputed points on the anatomy of the limpets. Zool. Anz. 1901 (24).
56) Winterstein, Handbuch der vergl. Physiologie 1911.

Abkürzungen.

an = anus
ant = anterior
aor = Aorta
art = Arterie
aub = Ausbuchtung
bas = Basal
big = Bindegewebe
bls = Blindsack
buc = Bukkal
cep = cephalica
cer = Cerebralganglion
con = konisch
cut = Cuticula
dec = Deckel
def = deferens
dent = dentes
dex = dexter
dors = dorsal
dr = Drüse
duc = ductus
ep = Epithel
ext = exterior
fa = Faser
fal = Falte
fl = Flimmer
fu = Furche
grs = Grundsubstanz
g.z = Gangzelle
h = Höhle
hep = hepar
il = ileum
inf = inferior
int = interior
k = Kern
ki = Kiefer
kk = Kalk
kt = Kernteilung
lat = lateralis
lb.h = Leibeshöhle
le.z = Leberzelle
mag = Magen
marg = Marginal
md = Mund
mdg = Mündung
med = medialis
me = Membran
mt = Mantel
mu = Muskel
od = Odontoblasten
oes = Ösophagus
p = Parasit
pap = Papillar
pdstr = Pedalstrang
pen = Penis
ph = Pharynx
pig = Pigment
pl = Platte
pol = Polster
post = posterior
prim = primär
prot = Protraktor
rad = Radula
r. aub = ringförmige Ausbuchtung
re = Rectum
ren = renales
ret = Retraktor
rhach = Rhachis
sa = supra
sal = salivales
sb = sub
sbl = Sublingual
sbr.hö = Subradularhöcker
sch.t = Schlundtasche
sei.pl = Seitenplatte
sek = sekundär
sekr = Sekret
sin = sinister
sis = Sinus
stä = Stäbchen
str = Streifung
st.z = Stützzelle
stpl = Stützplatte
sup = superior
ta = Tasche
te = testes
tens = Tensor
tent = Tentakel
vak = Vakuole
v. def = Vas deferen
v.h = Vorhöhle
v.m = Vormagen
wa.z = Wanderzelle
wu = Wulst
z = Zahn

Tafelerklärung.

Tafel 1.

Fig. 1. Schema des Pharynx von links.

Fig. 2. Schema des Darmtraktus von links.

Fig. 3. Mitteldarm von oben, frei präpariert, leicht schematisiert. (Vergr. 5 mal.)

Fig. 4. Sagittalschnitt durch den Pharynx. (Vergr. 15 mal.)

Fig. 5. Medianer Längsschnitt durch den Pharynx.

Tafel 2.

Fig. 6. Querschnitt durch das Vorderende des Pharynx. (Vergr. 15 mal).

Fig. 7. Querschnitt durch die vordere Mitte des Pharynx. (Vergr. 15 mal.)

Fig. 9. Querschnitt durch die Schlundtaschenregion. (Vergr. 15 mal.)

Fig. 10. Querschnitt durch den Anfang des Ösophagus. (Vergr. 54 mal.)

Fig. 11. Querschnitt durch die Radulatasche beim Eintritt in den Pharynx. (Vergr. 54 mal.)

Tafel 3.

Fig. 8. Querschnitt durch die hintere Mitte des Pharynx. (Vergr. 15 mal.)

Fig. 12. Querschnitt durch den Magen. (Vergr. 12 mal.)

Fig. 13. Querschnitt durch den Faltenmagen. (Vergr. 15 mal.)

Fig. 14. Querschnitt durch das Unterende der linken Kieferhälfte. (Vergr. 225 mal.)

Fig. 15. Längsschnitt durch den Übergang des Kieferepithels in das Bukkalhöhlenepithel. (Vergr. 54 mal.)

Fig. 16. Kieferepithel, Frontalschnitt. (Vergr. 530 mal.)

Fig. 17. Vorderer Kieferrand, Ausschnitt. Von innen. (Vergr. 530 mal.)

Fig. 18. Schnitt durch die Stützplatte. (Vergr. 530 mal.)

Tafel 4.

Fig. 19. Schnitt durch die Stützplatte, Muskelansatz. (Vergr. 530 mal.)

Fig. 20. Querschnitt durch einen Azinus der Speicheldrüse beim Übergang in einen Ausführgang. (Vergr. 530 mal.)

Fig. 21. Sagittalschnitt durch einen Teil der Radulascheide, Marginalzähne. (Vergr. 530 mal.)

Fig. 22. Sagittalschnitt durch das Hinterende der Radulascheide. (Vergr. 54 mal.)

Fig. 23. Frontalschnitt durch das Hinterende der Radulascheide (Vergr. 54 mal.)

Fig. 24. Querschnitt durch das Hinterende der Radulascheide. (Vergr. 54 mal.)

Fig. 25. Schnitt durch das Drüsenepithel der Bukkalhöhle. Unterseite des Subradularhöckers. (Vergr. 530 mal.)

Fig. 26. Schnitt durch das Ösophagusepithel. (Vergr. 530 mal.)

Fig. 27. Schnitt durch das Faltenmagenepithel. (Vergr. 530 mal.)

Tafel 5.

Fig. 28. Schnitt durch das Epithel des Cuticularmagens. (Vergr. 530 mal.)

Fig. 29. Schnitt durch das Epithel des hinteren Magenblindsackes. (Vergr. 530 mal.)

Fig. 30. Schnitt durch das Leberepithel. (Vergr. 530 mal.)

Fig. 31. Schnitt durch das Epithel des Leberausführganges. (Vergr. 530 mal.)

Fig. 32. Schnitt durch eine Eingeweidearterie. (Vergr. 530 mal.)

Fig. 33. Schnitt durch das Dünndarmepithel. Bei *II* der Taf. 1, Fig. 2. (Vergr. 530 mal.)

Fig. 34. Schnitt durch das Enddarmepithel. (Vergr. 530 mal.)

Die Homologie der Wirbeltierkiemen.

Von

Privatdozent Dr. med. **E. Jacobshagen,**

Assistent am anatomischen Institut zu Jena.

Mit Tafel 6 und 7.

Ist es Aufgabe der Anatomie, den Bau eines Organismus zu untersuchen und seine Gesetzmäßigkeit klarzustellen, dann bleibt es der vergleichenden Anatomie vorbehalten, in der Mannigfaltigkeit organischer Formen den großen Bildungsgesetzen nachzugehen, die sie beherrschen. Blicken wir auf den langen Weg zurück, den die vergleichende Anatomie seit den Tagen eines Aristoteles hinter sich hat, dann können wir feststellen, daß sie in ihrer ersten Periode anatomische Beobachtungen sammelte und scheinbar gleichartige zu rubrizieren suchte. Auf ihr und Cuvier fußend, haben Goethe, Geoffroy St. Hilaire und Owen eine zweite Epoche der vergleichenden Forschung eingeleitet. Man trennte die physiologische Gleichwertigkeit oder Analogie der Formen von der anatomischen, der Homologie. Ist auch erstere gewiß nicht gleichgültig für den Morphologen, in erster Linie gehört sie doch wohl in die Interessensphäre des Physiologen. Dagegen ist das erste Ziel des vergleichenden Anatomen: Der Nachweis homologer Formen.

So hat es Gegenbaur stets mit Nachdruck bezeichnet. Trotzdem hat man uns neuerdings klarzumachen versucht, daß die von Haeckel und Gegenbaur beeinflußten vergleichenden Anatomen eigentlich nur Phylogenie trieben. Das Zutreffende dieser Vorwürfe wird dann ja wohl auch durch die nachfolgenden Ausführungen nachgewiesen werden.

Haben wir innerhalb eines Tierstammes Organe als homolog nachgewiesen, dann erst eröffnet sich uns durch Vergleichung eine

Einsicht in den wahren Umfang der Formentfaltung. Und nunmehr gilt es, Wesen und Ursache der verschiedenen Gestaltung zu ergründen. Dabei ergibt sich jedem, der die Deszendenztheorie als Arbeitshypothese benutzt, doch wohl von selbst die Aufgabe, der wahrscheinlichen Geschichte der Organe in der Phylogenie nachzuspüren, eingedenk des unanfechtbaren Ausspruchs A. v. Humboldts: „Das Sein wird in seinem Umfang und inneren Sein vollständig erst als ein Gewordenes erkannt." Über den bedeutenden subjektiven heuristischen Wert phylogenetischer Spekulationen kann unter Fachgenossen wohl kaum Streit entstehen. Objektiv haben sie seit Haeckels monumentaler „Generellen Morphologie" uns zu einer Fülle empirischer Kenntnisse verholfen als Produkte nachhaltiger Anregungen. „Viel Irrtum und ein Fünkchen Wahrheit" teilen die phylogenetischen mit allen anderen wissenschaftlichen Spekulationen und bezeichnen damit die Stufenfolge mühsam zu erkämpfender Einsicht.

Einen äußerst wichtigen Begleitwert stammesgeschichtlicher Forschung aber erblicke ich darin, daß sie jederzeit jenen sonderbaren Optimismus in die gebührende Bahn weisen wird, der immer wieder mit der Miene exaktester Empirik aus dem Bau eines Organs keck auf seine Funktion und umgekehrt Schlüsse ziehen zu dürfen wähnt, ohne jede Berücksichtigung des phylogenetischen Erbgutes, das doch den einzigen Boden einer Funktionsanpassung abgeben kann!

Wäre uns der Gang der Phylogenie klar, so ständen wir damit nicht am Ziel vergleichend-anatomischen Wissens. Den Ursachen der Phylogenie hieße es nachgehen. Zu diesem Ziele können viele Wege eingeschlagen werden. Die exakte Erblichkeitsforschung, die Entwicklungsmechanik und ökologische Disziplinen werden zweifellos hier manches Rätsel zu lösen berufen sein.

Wie aber zur Lösung der großen Probleme der Biologie die Homologieforschung und die phylogenetische entbehrt oder ersetzt werden könnte, ist nicht einzusehen.

Daher darf die üppige Fülle literarischer Arbeiten auf benachbarten Gebieten auch bei weiter zunehmender Leere auf dem Arbeitsfeld der vergleichenden Anatomie, darf die durch ein belletristisches Gewand nicht berechtigter gewordene niederreißende Kritik Gegenbaurschen Erbes, wie sie in jüngster Zeit zu üben beliebt ist — wurde doch auch von jenem Kritiker bisher kein belebender Hauch verspürt — nicht darüber täuschen, daß es Pflicht bleibt, von Moden der Biologie sich fernzuhalten.

Die oft behandelte Homologiefrage der Wirbeltierkiemen ist nicht befriedigend gelöst worden. Ich erinnere an die Arbeiten GEGENBAURS, GOETTES, MOROFFS und GREILS. Andererseits ist soviel unbenutztes Tatsachenmaterial herangeschafft, daß sich seine Sichtung und Vergleichung empfahl. Den letzten Anstoß zu den nachfolgenden Ausführungen gab die SPENGELS bekannter Arbeit von 1890 entnommene Erkenntnis, daß Amphioxus durchaus nicht in den Kiemengängen, sondern mit den lateralen Kiemenbogenflächen, die die mediale Wand des Peribranchialraums bilden, respirieren müsse. Damit war hier das Integument als ältestes Kiemengebiet aufgefunden. Bei näherer Nachprüfung ergab sich die gemeinsame Herkunft auch sämtlicher Craniotenkiemen aus der vom Integument überkleideten lateralen Kiemenbogenfläche, so daß ich glaube, der Homologiefrage der Kiemen eine befriedigerende Antwort geben zu können.

Vor Eintritt in das engere Thema habe ich meine Nomenklatur zu erklären. Unter Kiemen werden von mir nur die direkt der Respiration in tropfbarflüssigen Medien dienenden Organbildungen der Kiemenbogen verstanden, weshalb **nur auf sie** sich meine Vergleichung ausdehnt.

In der Ontogenese aller Wirbeltiere treten sehr früh im vordersten Urdarmabschnitt seitliche „Kiemenbuchten" am Entoderm in paariger Anordnung und wechselnder Zahl auf. Sie stülpen sich als mehr minder tiefe, meist hohle, seltener solide Bildungen gegen das Ektoderm vor. Wo sie mit letzterem später in Verbindung treten, da erscheint auch am Ektoderm bald eine gewöhnlich sehr flache Kiemenbucht. Die beide Kiemenbuchten trennende Kiemenhaut schwindet später meist und dann führen links und rechts Gänge vom Darm zur Oberhaut, Gänge in metamerer Anordnung. Ich nenne sie „Kiemengänge" und unterscheide an ihnen die mediale „innere Kiemengangsöffnung", in den Darm von der lateralen „äußeren Kiemengangsöffnung" auf die Körperhaut. Die einzelnen Kiemengänge sind durch Scheidewände, „Kiemenbögen" voneinander getrennt. Die in ihnen angeordneten Skelettbögen nenne ich Viszeralbögen.

I. Acranier.

Der erwachsene Amphioxus hat über 100 Paar Kiemengänge. Die äußeren Öffnungen dieser Gänge münden in den Peribranchialraum aus, der eine Bildung des Integumentes ist

(vgl. BOVERI). Das durch den Mund aufgenommene Atemwasser durchströmt die ursprünglich quer, später aber von vorn medial nach hinten lateral gerichteten Kiemengänge, gelangt in den Peribranchialraum und fließt aus diesem durch den ventral hinten gelegenen Branchioporus ab. Will man daher die äußeren Kiemengangsöffnungen beobachten, dann muß man die laterale Wand des Peribranchialraumes abtragen (Metapleuralfalte). Im Geiste nehmen wir diese Operation vor!

Für das klare Verständnis des Kiemenkorbes des erwachsenen Amphioxus sei es gestattet, die bekannte Entwicklung einer äußeren Kiemengangsöffnung (Taf. 6, Fig. 1) in Erinnerung zu bringen (vgl. HALLER, Vergl. Anatomie, Jena 1902, Fig. 530).

Unter der durchsichtig gedachten Epidermis sehen wir die äußere Kiemengangsöffnung von einem Skelettring anfangs umzogen. Sobald dann die Mitte der dorsalen Kiemengangswand als Zungenfortsatz herabwuchert, wird auf dessen Lateralfläche auch der Skelettring in diese Bildung einbezogen (*B*). Hat der Zungenfortsatz den Boden des Kiemenganges erreicht (*C*), dann ist durch ihn auch die äußere Kiemengangsöffnung in zwei zerlegt, eine vordere, eine hintere. Beide Kiemengangshälften und ihre äußeren Mündungen vertiefen sich darauf nach ventral und hinten und bald sprossen von einem Kiemenbogen zum anderen ganz lateral schmale, quere Verbindungen aus, die Synaptikeln (*D*). Ihre Anlage erfolgt jeweils nahe der Hypobranchialrinne und in regelmäßigen Abständen in dem Maße, wie die Vertiefung der Kiemengänge und Öffnungen zunimmt. Letzterer folgt der Skelettring durch appositionelles Wachstum an seinem Ventralende. Die Synaptikel lehnen sich am Zungenfortsatz an dessen Lateralfläche und enthalten unter der Epidermis gleichfalls ein feines Skelettstäbchen, das vom Skelettring der Kiemengangsöffnung ausgeht. Schließlich pflegt jede Kiemengangsöffnung in 16—18 Löcher zerlegt zu sein. Es stellt dann die Lateralwand des Kiemenkorbes ein eigenartiges feines Gitterwerk dar, das jederseits von wenigstens 1600 spaltartigen Poren durchbrochen wird. Nur die Genese gestattet den Anschluß dieses Endzustandes an die bekannten ganz andersartigen Befunde der Cranioten.

Im Querschnitt erscheint der Kiemendarm des erwachsenen Amphioxus seitlich stark abgeplattet. Seine Dorsalwand besitzt die flimmernde Epibranchialrinne, seine Ventralwand die von einem besonderen Skelettapparat gestützte, weit komplizierter gebaute

Hypobranchialrinne. Die Seitenwände zeigen die schlitzartigen inneren Kiemengangsöffnungen, die schräg von oral und dorsal nach kaudal und ventral gerichtet sind und durch die ebenso orientierten Zungenfortsätze in je eine vordere und eine hintere innere Kiemengangsöffnung zerlegt werden. Daß die laterale Oberfläche der Kiemenbögen die mediale Wand des Peribranchialraumes ist, wurde oben schon erwähnt. Es muß aber noch hervorgehoben werden, daß der Peribranchialraum dorsal und lateral vom subchordalen Cölom (Spengel) eine Strecke weit überlagert wird, indem dies Cölom an den Kiemenbögen bis in Höhe des dorsalsten Synaptikels, an den Zungenfortsätzen aber weniger weit ventral herabreicht. Die demnach vorhandene Trennwand zwischen dem subchordalen Cölom und Peribranchialraum ist das Ligamentum denticulatum Joh. Müllers. Taf. 6, Fig. 2 zeigt seinen Verlauf im Längsschnitt.

Unter der Hypobranchialrinne des Kiemendarmes verläuft die unpaare Aorta ventralis. Ihr Blut strömt von hinten nach vorn. Sie gibt in jeden Kiemenbogen eine Kiemenbogenarterie ab. Dorsal jederseits der Epibranchialrinne verläuft die Aorta dorsalis. Ihr Blut fließt kaudalwärts.

Zwischen Aorta ventralis und die paarige Aorta dorsalis ist der Apparat der Kiemenbogengefäße eingeschaltet. Er mag die wichtige Frage entscheiden: wo atmet Amphioxus?

Am Kiemenbogen tritt eine verschiedene Ausbildung an seinem medial vorderen und lateral hinteren Ende hervor. Wie wir allein unter der Epidermis der lateralen Kiemenbogenoberfläche dem Viszeralskelett begegnen, so liegt auch lediglich dort der Cölomkanal, d. h. eine zwischen Skelett und Epidermis gelegene Kommunikation des subchordalen Cöloms mit dem ventralen Endostylcölom. Sonst ist der Kiemenbogen ein fast rein epitheliales Gebilde, das unter dünner Basalmembran drei Blutgefäße einschließt. In ähnlicher Art ist der Zungenfortsatz gebaut. Auch hier liegt nahe unter der Lateralfläche der Skelettstab, aber es fehlt der Cölomkanal ganz und es kommen hier nur zwei Blutgefäße vor.

Wir wollen uns die Blutversorgung des Kiemenkorbes zunächst an einem halb durchsichtig gedachten Stück der Lateralfläche des Kiemenkorbes nach Entfernung der Metapleuralfalte einmal ansehen (Taf. 6, Fig. 2). Die Gefäße sind ganz nach den Angaben von Spengel und von Boveri eingezeichnet. Nahe dem ventralen Kiemenbogenende sehen wir die Kiemenbogenarterie

sich zwiebelartig in einen Bulbillus, eine pulsierende Strecke, erweitern, aus dem ein ansehnliches Gefäß als „Hauptgefäß" seinen Ursprung nimmt. Es läuft auf der Lateralfläche des Viszeralskelettes dorsalwärts, ganz anfangs zwischen diesem und dem Cölomkanal, umzieht dann aber schnell von hinten her den Cölomkanal und tritt direkt unter die Epidermis der lateralen Kiemenbogenoberfläche, unter der es bis zum dorsalen Kiemenbogenende verbleibt, um dann in einem Längsgefäßplexus des Lig. denticulatum (Boveri) zu enden, der selbst wieder von Zeit zu Zeit durch einen queren Ast mit der Dorsalaorta verbunden ist. Aber die Hauptblutmenge gelangt nicht bis ins Lig. denticulatum, sondern strömt schon vorher aus dem Hauptgefäß ab durch die Synaptikelgefäße, die zwischen Peribranchialraumepithel und Viszeralstab ihren Weg nehmen und im Zungenfortsatz in das Skelettstabgefäß desselben einmünden.

Ergänzen wir dieses Bild durch Betrachtung eines schematischen Längsschnittes durch einen Kiemenbogen und einen Zungenfortsatz (Taf. 6, Fig. 3, *a* u. *b*).

Unter dem Lateralflächenepithel des Kiemenbogens verläuft das „Hauptgefäß", dann kommt der Cölomkanal, dann das Viszeralskelett. Letzteres ist ausgehöhlt und führt in seinem Innern ein „Skelettstabgefäß", das mit dem „Hauptgefäß" wiederholt zusammenhängt. Von dem „Hauptgefäß" unterscheidet es sich durch geringeres Kaliber (Boveri). Sein Blut muß ventrodorsalwärts fließen. Der Ventralaorta entspringen direkt kleine Arterien, die sich zur Hypobranchialrinne begeben. Aus ihnen erhebt sich ein enges Gefäß („Nebengefäß"), das am Ventralende jedes Kiemenbogens in diesen hineinzieht und unter dem Epithel der medialen Kiemenbogenfläche dorsalwärts verläuft, um schließlich im Gefäßplexus des Lig. denticulatum oder in dessen Kommunikationsäste mit den Dorsalaorten zu enden.

Im Zungenfortsatz fehlt das „Hauptgefäß" unter der Epidermis seiner Lateralfläche, ebenso der Cölomkanal. Es folgt vielmehr gleich der Viszeralbogen, der hohl ist und in dieser Höhlung ein kleines Blutgefäß, das „Skelettstabgefäß", führt. Dieses erhält all sein Blut aus den Synaptikelgefäßen. Mit der Ventralaorta steht es in keinem direkteren Zusammenhang. Sein Dorsalende mündet in den Längsplexus des Lig. denticulatum, sein Ventralende hängt mit dem zweiten Gefäß des Zungenfortsatzes, dem „Nebengefäß" zusammen. Auch letzteres pflegt dorsal in den Plexus des Lig. denticulatum sich zu ergießen und ermangelt, wie

das Skelettstabgefäß des Zungenfortsatzes, ventral der direkten Verbindung mit der Ventralaorta oder den Gefäßen der Hypobranchialrinne. Im Zungenfortsatz dürfte daher das Blut der Synaptikelgefäße zum Teil durch das Skelettstabgefäß direkt dorsalwärts in den Plexus des Lig. denticulatum abströmen, zum anderen Teil vom „Skelettstabgefäß" ventral auf dem Umwege des „Nebengefäßes" dorthin gelangen.

Meines Erachtens kann aus diesen Tatsachen nur geschlossen werden:

1. Das Skelettstab- und Nebengefäß des Zungenfortsatzes sind als Kiemenvenen anzusehen.

2. Im Hauptgefäß des Kiemenbogens und seinen Synaptikelgefäßen haben wir dagegen den Komplex der Kiemenarterien vor uns.

3. Das Skelettstabgefäß des Kiemenbogens und das „Nebengefäß" des letzteren können nur als ernährende Gefäße ohne höhere Bedeutung beurteilt werden.

Sind „Hauptgefäß" und Synaptikelgefäße als Kiemenarterien anzusehen, dann ist damit klar, daß auf der lateralen Oberfläche der Kiemenbögen und Synaptikeln, zum Teil auch noch auf der Lateralfläche des Zungenfortsatzes respiratorisches Epithel zu suchen ist.

Ein eigenes Epithel wurde an diesen Orten bekanntlich schon von LANGERHANS nachgewiesen, das seither von zahlreichen Untersuchern beschrieben wurde. Am Vorder- und Hinterrand der Lateralflächen der Kiemenbögen und Zungenfortsätze findet man einen schmalen Zellstreifen von nur 3—4 Zellbreiten, der sich aus nahezu kubischen Epithelzellen aufbaut. Wie diese Zellen wesentlich niedriger sind als die langen Wimperzellen der Vorder- und Hinterfläche der Kiemenbögen, so sind sie auch von bedeutend größerer Breite als sie. Jede Zelle trägt eine Geißel und beherbergt in ihrem Plasma eine recht wechselnde Menge roter bis rotbrauner Pigmentkörnchen.

Die ganze Mittelpartie der Lateralflächen zeigt ein anderes Epithel, das sich aus zwei Zellarten zusammensetzt. Die erste ist von ovaler Form und ihre Längsachse steht senkrecht auf der Lateralfläche. Es handelt sich um relativ große Zellen, deren kleiner Kern am unteren Zellende gelegen ist. Er ist von spärlicher Plasmamenge umgeben. Im übrigen erscheint der Zelleib ganz hell und enthält nach LANGERHANS oft Konkremente. K. C. SCHNEIDER faßt diese „granulierte" Zellform als Drüsenelement auf. Sie besitzen jede eine schwer nachweisbare Geißel (LANGERHANS).

Eingekeilt zwischen ihnen trifft man sehr schmale Zellen mit stark körnigem Plasma und immer deutlicher Geißel. Ihre Oberfläche ist gewöhnlich pilzartig verbreitert, der Kern liegt in verschiedener Höhe und ist seitlich stark abgeplattet.

Die Lateralfläche der Synaptikel zeigt ein Epithel, das mit dem oben erwähnten der Randstreifen der Kiemenbögen und Zungenfortsätze übereinstimmt, indessen frei von Pigment ist.

Unter diesem respiratorischen Epithel ist die Basalmembran reduziert, wo nicht gar gänzlich geschwunden, so daß die Gefäße unmittelbar unter den Zellen verlaufen. Auch darin verhält sich die laterale Kiemenbogenoberfläche ganz anders wie die drei anderen, deren Basalmembran sehr deutlich und ansehnlich ist.

Wir gelangen so zu dem Ergebnis, daß ganz offenbar die laterale Kiemenbogenoberfläche und ihre Sonderungen — laterale Zungenfortsatzfläche und laterale Synaptikelfläche — als respirierende „Kiemen" des Amphioxus anzusehen sind. Da diese Flächen dem Integument angehören, ist also die Kiemenatmung der Acranier eine modifizierte Hautatmung.

II. Selachier, Ganoiden, Teleosteer, Dipnoer.

A. Die inneren Kiemen.

Statt glatten respiratorischen Epithelflächen begegnen wir an den inneren Kiemen der angeführten Wirbeltiergruppen respiratorischen Epithelfaltungen. Es sind Kiemenblättchen ausgebildet, die ich als primäre und sekundäre unterscheide. Die primären sind bei allen schräg zur Längsachse des Körpers orientiert, so daß sie von medial vorn nach lateral hinten verlaufen. Es handelt sich um parallele, niedrige, annähernd horizontale, dorsoventral abgeplattete schmale Leisten an der Vorder- und Hinterwand der Kiemengänge. Da sie medial nicht bis zum Darmlumen reichen und lateral nur um ein winziges Stück die Kiemenbogenwand überragen, übertrifft die Kiemengangswand bei Ceratodus und den Holocephalen bereits die primären Kiemenblätter an Länge. Weit mehr noch ist dieser Zustand bekanntlich bei Squalaceen und Rajaceen ausgeprägt, indem die Kiemengangswände das laterale Ende der primären Kiemenblätter in einem meist sehr ansehnlichen freien Septalabschnitt überragen. Bei den an sich meist etwa gleichlangen primären Kiemenblättern der Ganoiden, Teleosteer und zweilungigen Dipnoer finden wir durchweg kürzere, oft ganz kurze Kiemengangswände. Sie werden von

den primären Kiemenblättern daher lateralwärts mehrweniger weit überragt. In diesem ihren freien Teil erscheinen die Kiemenblätter dann messerförmig. Es ist aber zu beachten, daß auch bei Ceratodus und den Selachiern das distalste Ende der primären Kiemenblätter in ein mehrminder kurzes dolchartiges Stückchen ausläuft, indem sich seine festgewachsene Basis in diesem Abschnitt von der Unterlage löst. In all unseren Gruppen schwanken Zahl und Länge der primären Kiemenblätter. Weniger veränderlich sind ihre Höhen- und Breitenmaße.

Auf der dorsalen wie ventralen Fläche der primären Kiemenblätter erheben sich die senkrecht gestellten sekundären Kiemenblättchen. Ihre Länge ist demnach gering, mehr noch ihre Höhe. Ihr freier Rand ist glatt; unbedeutend, aber ganz gleichmäßig, ihr gegenseitiger Abstand. Meist bleiben Basis und freier Rand der primären Kiemenblätter unbesetzt. Die Reihen der dorsalen sekundären Kiemenblätter alternieren ziemlich regelmäßig mit denen der ventralen an jedem primären Kiemenblatt (vgl. Taf. 6, Fig. 4).

Diese zarten, blutreichen, beim lebenden Tier blutrot gefärbten sekundären Kiemenblätter sind seit langem als der eigentlich respiratorische Apparat der Kiemen bekannt.

Wir legen uns daher die Frage vor: Sind die **sekundären** Kiemenblättchen unserer vier Craniotengruppen einander homolog?

Studieren wir den Aufbau der sekundären Kiemenblättchen, dann erkennen wir nahezu übereinstimmendes Verhalten:

a) Sowohl hinsichtlich des Stützgerüstes,

b) als auch des epithelialen Überzuges.

Ersteres ist zuerst von Biétrix völlig richtig erkannt. Schon Leukarts Schüler Dröscher und Riess hatten gefunden, daß zwischen den beiden Lagen des epithelialen Kiemenblättchenüberzuges das Kapillarnetz ganz ausschließlich in einer Schicht und Ebene angeordnet sei. Biétrix, Giacomini, Plehn, und Faussek zeigten dann, daß der Zwischenraum zwischen den Netzkapillaren nicht, wie DröshER gemeint hatte, „von homogenem Bindegewebe, das sehr deutlich ellipsoidische Kerne mit Kernkörperchen zeigt“, ausgefüllt werde, sondern daß besondere epithelioide Stützzellen, Pilasterzellen, hier vorhanden sind. Mit einem breiten Fuß sitzen sie dem medialen, mit der entgegengesetzten und gleichgestalteten Seite der lateralen Epitheldecke an. In der Mitte sind sie mehrminder schlank. Ihr Plasma ist

granuliert, ihr Kern groß. Nach Faussek sollen manchmal zwei Kerne da sein. Das fand ich nie. Wohl fügten sich oft 2—3 Pilasterzellen fest zu einer Säule zusammen, unter entsprechender Umgestaltung der Berührungsflächen, aber jede Zellindividualität blieb erhalten. Fuß- und Kopfverbreiterung der Pilasterzellen ist mehr homogen. Durch sie hängen die benachbarten Zellen miteinander zusammen und zeigen dem Epithel zugewandt die schmale, kontinuierliche, hyaline Basalmembran des Epithels direkt aufgelagert. Außer durch die Pilasterzellen sollen die Basalmembran der medialen und lateralen Epithellage noch direkt durch hyaline Fädchen (colonettes) miteinander im Zusammenhang stehen. Diese Fädchen, die Biétrix besonders an Glyzerinpräparaten sah, hat Faussek an Kanadabalsam-Präparaten nicht finden können. In der subepithelialen Basalmembran, die schon Williams und Dröscher kannten, hat Plehn immer Kerne gefunden. Oppel hat sie öfter, ebenso wie die Basalmembran selbst, ganz vermißt. Die taillenartigen Verjüngungen der Pilasterzellen in ihrem Mittelstück lassen nun zwischen diesen Kiemenstützzellen ein Hohlkanalsystem zustande kommen, in dem Blut zirkuliert. Und zwar wird dieser Blutstrom nicht anderweitig mehr umwandet, so daß die Pilasterzellen nicht nur Kiemenstützzellen, sondern auch Kapillarepithel der sekundären Kiemenblättchen darstellen. (Abbildungen z. B. in Oppels Lehrbuch.)

In diese ganz eigenartige und bisher nur von den sekundären Kiemenblättchen bekannten Doppelfunktion geraten die Pilasterzellen wenigstens bei Knochenfischen (Biétrix, Moroff) ontogenetisch sehr zeitig hinein. Mesodermale Wucherungen an der Dorsal- und Ventralfläche der primären Kiemenblätter leiten die Bildung der sekundären Kiemenblättchen ein. In diese junge Anlage sproßt von den zwei Blutgefäßen der primären Kiemenblätter jederseits ein Spaltraum hinein, im mesodermalen Zellmaterial eine Gefäßschlinge ohne eigene Umwandung herstellend. Indem bei weiterem Wachstum der sekundären Kiemenblättchen von dieser spaltartigen Gefäßschlinge aus seitlich neue Spalten zwischen den Mesodermzellen auftauchen und die schließlich meist einzeln liegenden Mesodermzellen Pilasterzellform annehmen, kommt der endgültige Zustand direkt zustande, ohne daß wir die Rückbildung eines erst angelegten Kapillarepithels und seinen Ersatz durch außerhalb desselben gelegene Elemente des Bindegewebes oder aber die direkte Umbildung eines Kapillarepithels in Pilasterzellen beobachten könnten.

Der beschriebene Bau des Stützgerüstes der sekundären Kiemenblätter ist durch OPPEL bei Mustelus laevis und Torpedo marmorata bestätigt. Ich habe ihn bei Chlamydoselachus, Heptanchus, Scyllium, Acanthias und Trygon pastinaca auch gefunden. OPPEL beobachtete ihn bei Acipenser, ich bei Calamoichthys. BIÉTRIX, FAUSSEK, PLEHN, MOROFF und OPPEL haben ihn von Teleosteern berichtet (Perca, Cottus, Labrus Crenilabrus, Conger, Salmo usw.). Auch bei Ceratodus und Protopterus findet man ihn.

Auch das Verhalten des epithelialen Überzuges der sekundären Kiemenblättchen in allen vier Wirbeltiergruppen spricht zugunsten der Homologie.

Schon WILLIAMS und OWEN fanden ein einschichtiges Pflasterepithel überall, während die Nachbarschaft der sekundären Kiemenblättchen ein mehrschichtiges Epithel aufweist. Das Epithel der sekundären Kiemenblättchen ist kubisch, nie ganz platt. Seine Zellen sind bald recht ansehnlich, bald nur klein. Immer enthalten sie große Kerne und springen mit ihrer freien Fläche meist etwas kugelsegmentartig vor. Gewöhnlich sind die Zellen scharf gegeneinander abgesetzt, seltener sind die Zellgrenzen schwer nachweisbar. Ihr Plasmakörper ist feingranuliert. Schleimzellen und ähnliche Elemente fehlen im respiratorischen Epithel. Also zeigt auch das Epithel eine spezifische Ausbildung, gleichartig in unseren vier Craniotengruppen.

Zu dieser Übereinstimmung im Aufbau der respirierenden sekundären Kiemenblättchen kommt nun noch die gesetzmäßige und gleiche Verbindung dieser Gebilde mit den primären Kiemenblättern. Hinzu kommt als Zeugnis der Homologie, ferner die gleiche Herkunft aller sekundären Kiemenblättchen aus den primären, deren dorsale und ventrale Sprossen sie darstellen.

Wir hätten demgemäß den Nachweis zu führen, daß diese primären Kiemenblätter einander entsprechen.

Keineswegs sind bekanntlich die primären Kiemenblätter überall gleichgebaut, doch stellen sie überall Sonderungen aus den Kiemenbögen, also aus der Trennwand benachbarter Kiemengänge dar.

Es erheben sich allgemein in der Ontogenie die primären Kiemenblätter als knopfartige Epithelbuckel mit darunterliegendem mesodermalen Zellmaterial. Sie wachsen zunächst in kurze Fäden aus und die Basis dieser Fäden wird dann in laterokaudaler und horizontaler Richtung quergezogen, wobei die freie Spitze in gleicher Richtung vorrückt. Aber natürlich ist nun zu zeigen,

ob alle primären Kiemenblätter vom gleichen Ort ausgehen oder nicht.

Ich beginne mit Darstellung der Verhältnisse bei Ceratodus (vgl. Taf. 6, Fig. 5). Greil fand bei Embryonen (vom Stadium 44), die vor 8 Tagen ausgeschlüpft waren, zunächst am 3. Kiemenbogen, 8 Tage später auch am 4. und nach weiteren 8 Tagen auch am 5. Kiemenbogen „an der lateralen Konvexität der Kiemenbögen“ zwei Reihen von primären Kiemenblättern sich anlegen, eine vordere und eine hintere Reihe. Beide Reihen entstanden gleichzeitig und lagen von vornherein „nach außen von den Kiemenspalten“. Der erwachsene Ceratodus zeigt, wie die Selachier, sehr lange Kiemengänge, deren Vorder- und Hinterwand mit annähernd horizontal verlaufenden primären Kiemenblättern besetzt ist. Ihre am Kiemenbogen festsitzende Basis beginnt medial ziemlich dicht am Darm und endet lateral ganz dicht vor dem lateralen Ende des ganz schmalen Kiemenbogens, über den noch die dolchartigen lateralen freien Kiemenblattenden um ein Weniges hinwegschauen. Es ist also die Anlage der primären Kiemenblätter von der lateralen Kiemenbogenfläche später auf die Vorder- und Hinterfläche desselben gerückt. Dies erfolgt auf die gleiche Weise, wie es Goette (s. unten) schon früher für Acipenser angegeben hat (vgl. auch Taf. 6, Fig. 5 b). Die ontogenetisch sehr frühzeitig erfolgende Anlage der primären Kiemenblätter in Verbindung mit der gleich zu erwähnenden Fortentwicklung macht den Befund am Erwachsenen leicht verständlich.

Ich komme zu den Ganoiden.

Mir sind da nur Goettes wichtige Beobachtungen über Acipenser bekannt (vgl. Taf. 6, Fig. 6). Auch hier entstehen die primären Kiemenblätter in zwei Reihen auf der lateralen Kiemenbogenfläche und liegen anfangs außerhalb der hier leicht nachweisbaren temporären Trennwand der aufeinanderzu gerichteten entodermalen und ektodermalen Kiemenbuchten. Die zwei Kiemenblattreihen wachsen zu mächtigen Gebilden heran, die nicht durch eine mittlere selbstständige Septumwucherung voneinander getrennt werden, wie wir das besonders bei Selachiern finden. Vielmehr überzeugt man sich nach Goette leicht, „daß der Kiemenwulst“ (unsere laterale Kiemenbogenfläche) „mit seiner ganzen Oberfläche in die beiden Kiemenreihen auswächst, so daß er ihre verbundenen Basen darstellt“. Der laterale Kiemenbogenrand wird beim Erwachsenen fast um ein Drittel von den messerförmigen freien Enden der primären Kiemenblätter überragt.

Flüchtigen Angaben F. W. MÜLLERS entnehme ich, daß bei Lepidosteus Embryonen die erste Kiemenanlage kurz nach dem Ausschlüpfen (10,7 mm Länge) zu beobachten ist, daß 16 mm lange Embryonen zwei Reihen solcher Anlagen an jedem Kiemenbogen darbieten, und daß bei 26 mm langen Larven „lange primäre Kiemenblättchen mit vereinzelten sekundären Fortsätzen“ angetroffen werden.

Die Kiemenentwicklung der Teleosteer ist zuerst von RATHKE, dann besonders von MOROFF und GOETTE gründlich studiert (Zoarces, Lachs und Forelle). Auch hier ist die laterale Kiemenbogenfläche der Mutterboden der primären Kiemenblätter. Zunächst wölbt sich die Mitte der lateralen Kiemenbogenoberfläche in einen dorso-ventral ziehenden flachen Kamm vor und dann tauchen auf den dachartigen Schrägen dieser lateralen Flächen die Kiemenblätter auf (vgl. Taf. 6, Fig. 7). Die meist vorhandenen Septumandeutungen kommen ebenso wie bei Ceratodus und dem Stör zustande.

Nun die Entwicklung der Selachier-Kiemen! GOETTE untersuchte Torpedo. Tiefe Kiemenbuchten gehen vom vordersten Urdarmende seitlich aus. Sie stoßen an ganz eben angedeutete Ektodermbuchten. Dann reißt die Trennwand zwischen beiden Buchtensystemen ein. Die Kiemengänge sind offen. Noch ist die laterale Kiemenbogenoberfläche glatt. Nun aber beginnt sie, sich lateral vorzuwölben. Daß dem so ist, erweist ein Vergleich der vorderen mit den hinteren Kiemenbogen am gleichen Embryo, die noch eine glatte Lateralfläche haben. Die Kiemenbildung schreitet nacheinander von vorn nach hinten weiter. Beim laterokaudalen Auswachsen des Kiemenbogens eilt die Mitte der Lateralfläche in Bildung eines Septums voraus. Am Fuß seiner dachartigen Schrägen tauchen die Kiemenblätter erst hinten auf, dann auch vorn (vgl. Taf. 6, Fig. 8 und 9). Die mit dem Septalfuß verwachsenen mittleren Hälften der Kiemenblattbasen beider Reihen verlängern sich zugleich mit dem Wachstum des Kiemenbogens in laterokaudaler Richtung. Wo später die Basis der primären Kiemenblätter lateral endet, da beginnt der freie Außenteil des Septums, der sich deckelartig in mehrmindergroßer Ausdehnung dorsal und lateral dem nächstfolgenden Kiemenseptum anfügt, so die ventral geöffneten „Kiementaschen“ des erwachsenen Rochens bildend. Im ganzen ebenso verhält sich Acanthias (MOROFF).

Wir sehen also, übereinstimmend gehen die Kiemen der Dipnoer, Ganoiden, Teleosteer und Selachier aus der lateralen Kiemenbogenoberfläche hervor.

Gleicher Aufbau, gleiche Verbindung und Herkunft erweist die sekundären Kiemenblättchen der genannten Gruppen als **„speziell homolog“.**

Es ist aber die laterale Kiemenbogenoberfläche Bereich des Integumentes, und wie wir die Kiemen des Amphioxus als Hautkiemen zu beurteilen haben, so ergibt es sich, daß auch die „inneren“ Kiemen der Selachier, Ganoiden, Teleosteer und Dipnoer Differenzierungen der Haut darstellen.

Greil hat auf Grund ontogenetischer Untersuchungen angegeben, daß bei Ceratodus „sich das Ektoderm an der Berührungsstelle mit den Schlundtaschen keilförmig in diese eindrängt, diese gewissermaßen durchsetzend, bis der Grund der Schlundtaschen erreicht ist. Dann erfolgt, meist von innen nach außen, aber auch in umgekehrter Richtung, „im Bereiche dieser ektodermalen Zellplatte der Durchbruch der Schlundtaschen bzw. die Eröffnung der Kiemenspalten. Daraus ergibt sich, daß die Kiemenspalten an ihren Oberflächen von einer ektodermalen Zellschicht überkleidet sind“. Nach Greil dringt das Ektoderm auch im Bereiche der Mundspalte weit ins entodermale Gebiet vor, „ein Prozeß, der mit der Bildung der Zähne in innigem Zusammenhange steht“. Ferner hat Greil angegeben, daß sich Komplexe entodermaler Zellen von den Schlundtaschen her bis zur lateralen Kiemenbogenfläche unter dem Ektoderm vorschöben und die auf der Lateralfläche zur Anlage kommenden primären Kiemenblätter innen vom Entoderm und darüber erst vom Ektoderm überzogen seien. Es sollen die Entodermzellen die Kiemen liefern, nachdem sie zuvor die tiefste der zwei Ektodermlagen („Sinnesschicht“ im Gegensatz zur „Deckschicht“) verdrängten. Die Deckschicht des Ektoderms spielt nach Greil bei der Kiemenbildung „eine mehr passive Rolle“. 1913 bezeichnet Greil vorsichtiger diese Ansicht als die wahrscheinlichere. Worauf stützen sich Greils Angaben, daß diese oder jene Zellen ektodermal oder entodermal seien? Ursprünglich zeigen Ekto- und Entodermzellen eine so gleichmäßige Beladung mit Dotter, daß sie nicht zu unterscheiden sind. In etwas älteren Stadien aber weist das Ektoderm weniger Dotterkörner auf als das Entoderm. Da nun die tiefste Lage des zweischichtigen Epithels der lateralen Kiemenbogenoberfläche beim Ceratodus viel Dotterkörner enthält, hält Greil hier das Ektoderm durch entodermale Zellen für ersetzt. Nun und nimmer kann vorerst die Berechtigung eines solchen Schlusses einfach anerkannt werden, denn über die Ursachen des mehrminderstarken

Beladenseins mit Dotter von embryonalen Zellen herrscht noch großes Dunkel. Mit Recht hat MARCUS den Ausspruch getan: „In dieser Frage muß das Hauptgewicht auf die Zellverbände gelegt werden, denn der Dottergehalt kann ebensogut durch physiologische Vorgänge innerhalb der Zelle modifiziert werden.“ Bei Anwendung dieses Kriteriums aber konnte MARCUS die Ergebnisse GREILS für die Amphibien nicht bestätigen, obwohl ihm auch GREILS eigene Präparate zur Verfügung standen. Nähere Angaben über das Schwinden der Sinnesschicht des Ektoderms kann GREIL auch 1913 nicht machen.

Muß man also GREILS Angaben über die entscheidende Beteiligung des Entoderms am Aufbau der Ceratoduskiemen vom rein ontogenetischen Standpunkt schon als sachlich einstweilen nicht genügend gestützt ansehen, so kommt man meines Erachtens notwendig zu ihrer Ablehnung, wenn man von anderer Seite unserem Problem näher tritt. Wenn nämlich GREIL das Vordringen von Ektoderm von der Mundbucht her „weit ins entodermale Gebiet“ hinein als Erklärung für die weit rückwärts erfolgende Bildung der Zähne des Ceratodus heranzieht, dann hat er ja ohne Zweifel das richtige Verständnis dafür, wenn ich ähnlich verfahre. Schon DUVERNOY hat nach DRÖSCHER angegeben, daß auf den primären Kiemenblättern von Raja große Placoidorgane zu finden seien. An zwei großen Exemplaren von Raja clavata fand ich das zwar nicht bestätigt, wohl aber begegnete ich bei Trygon pastinaca Placoidzähnen, deren Anordnung Taf. 6, Fig. 10 angibt. Auch bei Carcharias (obtusirostris?) fand ich viele Placoidzähne auf den primären Kiemenblättern. Hier waren sie am ganzen freien Kiemenblattrand zu finden. Ihre Größe war viel geringer. Wenn bei diesen Selachiern die „Sinnesschicht“ am Kiemenbogenektoderm embryonal verdrängt sein sollte, dann wird sie das ohne Zweifel unter dem ganzen Integument der Selachier wohl auch sein. Daß ich bei Acanthias zwischen den primären Kiemenblättern Placoidzähne fand, erwähne ich nur nebenbei zur Information für solche Fachgenossen, die für die Zweckmäßigkeit aller Dinge eine besondere Zuneigung verspüren.

Ein uraltes Spirituspräparat von den Kiemen des Teleosteers Orthagoriscus mola, das in unserer Sammlung wohl schon diluvii testis war, zeigte mir, daß auch bei den Teleosteern gelegentlich Zähne an den primären Kiemenblättern vorkommen (vgl. Taf. 7, Fig. 11). Ich finde, daß schon J. MECKEL ihrer im VI. Band seines „System der vergleichenden Anatomie“ mit folgenden Worten gedenkt:

„Bei Orthagoriscus mola findet sich ein ungewöhnlicher Bau der Kiemenblätter. Alle sind an ihren beiden Rändern mit einem sehr harten, rauhen, steinartigen Längenvorsprunge bekleidet, von denen der äußere etwas stärker als der innere ist, und durch welche die vordere und hintere Fläche des Kiemenblattes bedeutend vertieft werden. Auf nicht unmerkwürdige Weise stellen jene Erhabenheiten die Beschaffenheit der äußeren Haut des Tieres dar."

Daß das Kiemenepithel der Selachier und Teleosteer ein ektodermales geblieben ist, wird trotz Greil kaum länger zu bestreiten sein. Daß sich die Kiemen der Ganoiden und Dipnoer anders hinsichtlich des Epithels verhalten als die Selachier und Teleosteer, wird angesichts der oben dargetanen Homologie kaum jemand annehmen wollen.

Greil freilich findet 1913 mit einem Male im Vorkommen von Zahnbildungen bei Ceratodus keine Instanz mehr für die Entscheidung, ob wir Ektoderm- oder Entodermgebiet vor uns haben. Er meint, es sei „durchaus nicht ausgeschlossen, daß auch Entodermzellen Schmelz produzieren können, denn diese zelluläre Potenz kommt nicht etwa durch erbungleiche Austeilung regionär lokalisierter Fähigkeiten und Plassonten der Keimzelle nur den Ektodermzellen allein zu, sondern ist vielmehr ererbtes Gemeingut aller indifferenten Zellen, welches nur unter ganz bestimmten, epigenetisch erworbenen Differenzierungsbedingungen in situationeller Auslese und Steigerung einer zellulären Potenz — eine Komponente der Differenzierungsbereitschaft — verwertet und hochgezüchtet wird. Zweifellos spielen in dieser Differenzierungslage auch mechanische Momente, das gegenseitige Anstauen der am oralen Darmende miteinander verbundenen und ringenden Keimblattderivate und dessen Folgeerscheinungen eine wesentliche Rolle". Wenn auch diese Worte am Schlusse einer sehr dankenswerten und mühevollen Arbeit stehen, so kann doch wohl nur eine etwas eigene Wirkung von ihnen ausgehen auf denjenigen, der auf die Geschichte der biologischen Wissenschaften zurückschaut. Jahrhunderten war die Konstanz der Arten etwas Heiliges und selbst einem Cuvier Feststehendes. Das schwere Ringen um die Deszendenztheorie hat wahrlich Gründe genug aufgezeigt, die zugunsten der Konstanz sprachen. Die zähe Vererbung nahezu jeglicher Struktur ist uns heute lebendiger vor Augen geführt als je zuvor. Können die experimentelle Entwicklungsgeschichte, die Entwicklungsmechanik und die exakte Erblichkeitsforschung uns wirklich zu der Überzeugung bringen, daß die Natur, wenn es ihr Spaß macht, aus allem alles machen kann, wie das schließlich doch wohl die Konsequenz des Greilschen Satzes wäre? Ist die freie Wissenschaft der Ontogenie nicht höchst exakt ins Phantastische geraten? Mein konservativeres Gemüt zieht die Keimblättermystik solcher exakten Schwärmerei einstweilen bescheiden vor, trägt sie doch den Erfahrungstatsachen der Vererbung gründlicher Rechnung. Diese stehen uns

klar vor Augen, so sehr auch das Wesen der Vererbung selbst noch von Dunkel umhüllt wird. Dagegen hielt ich unsere Kenntnisse darüber für unbefriedigend, ob und wieweit die äußeren Lebensbedingungen neue, erbübertragbare Strukturen schaffen.

Wenn ich also die ektodermale Abkunft des Kiemenepithels der sekundären Kiemenblättchen der Selachier, Ganoiden, Teleosteer und Dipnoer für nahezu erwiesen halte, dann lehne ich es andererseits doch entschieden ab, für die Ektodermalität der Kiemen hier eingetreten zu sein. Die Kiemen ergeben sich uns als Gebilde des Integumentes vielmehr, sowohl seiner ektodermalen Epidermis als seines mesodermalen Coriums. Erstere bildete sich zum spezifischen respiratorischen Epithel der sekundären Kiemenblättchen um, letzteres lieferte die Pilasterzellen und vielleicht auch die Basalmembran.

Bei den Knochenfischen haben die inneren Kiemen mannigfache Ausbildung erfahren. Darin tritt teilweise die weite phyletische Divergenz der Teleosteer hervor (Zustände der Lophobranchii!). Andererseits kann man bei ein und demselben Tier an verschiedenen Kiemenbögen nicht nur, sondern sogar an verschiedenen Strecken eines Bogens eine spezielle Ausgestaltung an den inneren Kiemen beobachten. Durch Henninger (Die Labyrinthorgane bei Labyrinthfischen, in: Zool. Jahrbücher, 1907 Anat., Bd. XXV) und vor allem durch Rauthers geistvolle Untersuchungen [Die akzessorischen Atmungsorgane der Knochenfische, in: Ergebnisse und Fortschritte der Zoologie 1910, Bd. II] wissen wir, daß die sogenannten akzessorischen Kiemenorgane der Siluridengenera: Clarias und Saccobranchus (Rauther), sowie der Labyrinthici: Anabas, Trichogaster, Macropodus (Henninger) und Betta (Rauther) sowohl in den Wandungen ihrer Divertikel wie in den baumartigen oder labyrinthförmigen Vorwölbungen im Innern dieser Divertikel als solche eigentümliche Sonderungen innerer Kiemen aufzufassen sind. Vermutlich wird man bald derartige Bildungen noch in größerer Zahl bei Knochenfischen auffinden, vielleicht auch etwas andersartige Differenzierungen. Ihre Genese ist noch in Dunkel gehüllt. Sie wird vielleicht geeignet sein, uns neue Gesichtspunkte für das große Problem der Lungenherkunft zu liefern.

Desgleichen erinnere ich daran, daß die Spritzlochkieme und die Pseudobranchie in den Bereich jener Bildungen gehören, welche die spezielle Homologie innerer Kiemen unserer Gruppe umfaßt.

Wenn Rauther geneigt ist, die erwähnten akzessorischen Kiemenorgane der Teleosteer wegen ihrer mehr dorsalen Lage am Kiemenbogen im näheren Zusammenhang mit den äußeren Amphibienkiemen zu bringen, so vermag ich ihm darin nicht zu folgen. Der Aufbau der inneren Fisch- und äußeren Amphibienkiemen ist denn doch trotz Faussecks Befund bei Proteus (s. unten S. 120) recht verschieden, desgleichen die Ontogenie der äußeren Kiemen der Amphibien und zweilungigen Dipnoer von einem einzigen Knoten auf

der Mitte der lateralen Kiemenbogenoberfläche und der inneren Fisch- und Amphibienkiemen aus zwei dorsoventralverlaufenden Knötchenreihen auf der Lateralfläche.

B. Die Fadenkiemen.

Diese Kiemenart ist für alle Selachier und einige wenige Teleosteer bisher angegeben (Heterotis, Gymnarchus, Cobitis). Fadenkiemen bestehen nur in embryonaler Zeit eine Weile und verschwinden bald wieder. Sie stellen unverästelte und gewöhnlich drehrunde, mehrminderlange Fäden dar. Manchmal sind sie zweiseitig leicht abgeplattet oder spiralgedreht (Callorhynchus, Cobitis). Sie ragen im Stadium der höchsten Entfaltung lang aus den äußeren Kiemengangsöffnungen heraus und sind daher gewöhnlich als „äußere“ Kiemen aufgeführt. Dieser Sitte können wir uns nicht anschließen, sind sie doch von den eigentlichen äußeren Kiemen in ihrer Genese weit getrennt. Die „äußeren Kiemen“ haben ihren Sitz dauernd außerhalb der Kiemengänge an der Lateralfläche der Kiemenbögen, dagegen liegt die Basis der Fadenkiemen in den Kiemengängen selbst. Es stellen die Fadenkiemen Verlängerungen der freien, basal nicht angewachsenen Enden der embryonalen primären Kiemenblätter dar (vgl. Taf. 7, Fig. 12). Ihre Ausbildung geht ansehnlicherer Entfaltung des Apparates der sekundären Kiemenblättchen bei diesen Tieren voraus und weicht mit Zunahme der letzteren einem von distal nach proximal fortschreitenden Verkümmerungsprozeß, der gewöhnlich bald zum völligen Schwund der Fadenkiemen führt.

Es versteht sich von vornherein, daß die Fadenkiemen auch nicht mit den sekundären Kiemenblättchen der inneren Kiemen der Selachier und Teleosteer zu homologisieren sind. Denn es stellen ja die Fadenkiemen Differenzierungen der lateralen, die sekundären Kiemenblättchen dagegen Sonderungen der dorsalen und ventralen Fläche der primären Kiemenblätter dar.

Auch der feinere Aufbau trennt beide Kiemenarten. Ein einschichtiges Plattenepithel überzieht die Fadenkiemen. In ihrem Inneren treffen wir eine einzige Blutgefäßschlinge. Ihr zuführender Ast steigt auf einer Seite dicht unter dem Kiemenepithel distalwärts und biegt an der Kiemenspitze, wo er sich zu erweitern pflegt, in ein venöses Gefäßstück um, das auf der Gegenseite unter dem Epithel zur Kiemenfadenbasis zurückläuft. Bei Callorhynchus läuft ein Gefäß, länger als das andere, in Spiralen um das kürzere,

so jede Fadenkieme spiraldrehend (Taf. 7, Fig. 13). Die Gefäßschlinge wird von eigenem Epithel umwandet. Zwischen Kapillarepithel und Fadenkiemenepithel ist eine Basalmembran nicht nachweisbar. Die Fadenkiemenachse zwischen zu- und abführendem Blutgefäß nimmt ein Strang embryonalen Bindegewebes ein. Also keine Spur der so typischen Pilasterzellen der sekundären Kiemenblättchen!

Trotz dieses ungleichen Baues wird man die Fadenkiemen nicht allzuweit von den sekundären Kiemenblättchen abrücken wollen, stellen beide doch Sonderungen der dem Integument entstammenden primären Kiemenblätter dar. Von besonderem Belange ist die Tatsache, daß die Fadenkiemen Verlängerungen der primären Kiemenblätter in einer Zeit darstellen, wo die primären Kiemenblätter noch selbst fadenförmig in der Hauptsache sind, ferner daß ihr Bau Eigentümlichkeiten zeigt, die bei Selachiern und Teleosteern (Moroff) den primären Kiemenblättern auch eine Weile zukommen, ehe diese ihre nachmalige Kompliziertheit erreichen und endlich, daß ihre Rückbildung mit der Ausbildung der sekundären Kiemenblättchen Hand in Hand geht. Wir haben wohl Grund, anzunehmen, daß die Fadenkiemen uns noch den Bauplan erhalten zeigen, den die ältesten inneren Craniotenkiemen ursprünglich vor Ausbildung der sekundären Kiemenblättchen aufwiesen. Seine Umwandlung in den Bau der sekundären Kiemenblättchen bleibt näher nachzuweisen.

C. Die äußeren Kiemen.

Sie sind auf die Gruppe der zweilungigen Dipnoer und die Crossopterygier beschränkt. Bei Lepidosiren paradoxa, Protopterus annectens, bei Polypterus und Calamoichthys läßt sich an ihnen ein Stamm und ihm ansitzende Fiedern unterscheiden. Der Stamm erhebt sich von ovaler Basis, deren Längsachse gewöhnlich dorsoventral orientiert ist. Er stellt einen langen, medial und lateral abgeplatteten Keil dar, der horizontal liegt und kaudalwärts gerichtet ist. Bei einen Monat alten Lepidosiren (Kerr) (vgl. Taf. 7, Fig. 14 c) und etwa gleichalterigen Protopterus (Budgett) sitzt der dorsalen und ventralen Stammkante je eine Reihe fadenartiger, sehr zierlicher, medial und kaudal gerichteter Fiedern an. Sie sind unverzweigt und die proximalen Fiedern sind länger als die distalen. Etwas ältere Protopteruslarven zeigen mindestens bisweilen eine andere Anordnung der Fiedern. Hier ist nämlich dazu noch die mediale Stammfläche mit Fiedern bedeckt mit Ausnahme eines schmalen mittleren Längsstreifens (W. Peters). Nach Clemens Untersuchungen an 16 Exemplaren des Protopterus wissen wir, daß gewöhnlich später die ganze mediale Stammfläche

Fiedern in unregelmäßiger Verteilung zeigt. Verkümmerungsvorgänge scheinen an den mehr distal gelegenen Fiedern gern aufzutreten. Es tritt demnach bei älteren Protopteruslarven eine kompliziertere Bildung der äußeren Kiemen hervor, als sie an jungen Larven und bei Lepidosiren vorkommt. Andererseits tritt bei Protopterus mit zunehmendem Alter im ganzen doch eine Reduktion an dem ganzen Apparat hervor, auf die noch zurückzukommen sein wird.

Im Wesentlichen gleicher Befund wie bei Lepidosiren ist STEINDACHNER bei zwei Exemplaren von 8—8²/₃" Länge des Crossopterygiers Polypterus Lapradei begegnet. Nur standen die Fiedern hier dichter beisammen. Bei einem dritten Tier derselben Art, von nur 7" Länge, war, wie bei dem von PETERS 1845 beschriebenen Protopterus, die ganze mediale Kiemenstammfläche mit Ausnahme eines schmalen Mittelstreifens von Fiedern eingenommen. Bei jungen Calamoichthys calabaricus ist der Befund komplizierter. Hier ist nämlich die dorsale und ventrale Kiemenstammkante mit über einem Dutzend keilförmiger, abgeplatteter, schräg nach hinten gerichteter Äste versehen und der Fiederbesatz findet sich an der Medialfläche des ganzen Apparates. Die von BUDGETT abgebildete Larve des Polypterus senegalus ist wohl ebenso gebaut.

Die Fiedern, beim lebenden Tier durch blutrote Farbe ausgezeichnet, sind die eigentlich respiratorischen Teile der Außenkiemen. *Sie zeigen bei den Dipnoern und Crossopterygiern übereinstimmenden Bau.*

CLEMENS fand bei Protopterus wie bei Calamoichthys die Fiedern von einschichtigem Plattenepithel überzogen. Ihre Achse bildete ein dünner Bindegewebsstrang. Zwischen ihm und dem Epithel liegt eine gänzlich unverästelte Gefäßschlinge. Das zuführende Gefäß entstammt (wie bei Lepidosiren nach KERR) der Kiemenarterie des zugehörigen Kiemenbogens. Es biegt am Distalende in die gleichfalls unverzweigte Vene um und ergießt sich in eine der lateral im Kiemenstamme gelegenen *größeren* Venen.

Der makroskopische und mikroskopische Aufbau der äußeren Kiemen spricht also für eine Homologie dieser Bildungen bei Dipnoern und Ganoiden. Besteht Homologie?

Wir fragen nach der *Verbindung der Fiedern.* Mit der dorsalen und ventralen Kiemenstammkante oder dazu mit der medialen Stammfläche sind sie verbunden. Sie gingen aus ihnen

hervor. Demgemäß müssen wir feststellen, ob die Stämme der äußeren Kiemen gleichwertig sind.

Über die Ontogenie der äußeren Kiemen des Lepidosiren sind wir durch Kerr genau unterrichtet. Embryonen zeigten 4 Tage vor dem Ausschlüpfen an den Dorsalenden der Lateralfläche des 3.—6. Kiemenbogens (Mandibular- und Hyoidbogen eingerechnet) je eine knopfartige Erhebung, zu der die Kiemenarterie des betreffenden Kiemenbogens tritt (vgl. Taf. 7, Fig. 14 a). Diese Gebilde wachsen fadenartig dorsal empor und es tauchen nach wenigen Tagen schon auf ihrer lateralen Fläche (s. Taf. 7, Fig. 14 b) zwei Längsreihen feiner Knöpfchen auf als Anlage der Fiedern. Kurz danach nähern sich die Basen der jederseits vier Außenkiemenstämme und erreichen die Vereinigung auf einen Wurzelstumpf. Nicht ohne Einfluß auf letzteren Prozeß ist vielleicht die Entfaltung des Operculums. Dies entsteht als senkrecht gestellte Leiste dicht unter und vor der Basis der äußeren Kiemen und schiebt sich dann nach rückwärts über die Außenflächen der Kiemenbögen 3—6 hinweg. Dabei wird die Basis der äußeren Kiemen zweifellos bedrängt, ihre gegenseitige Annäherung begünstigt. Kerrs Abbildungen zeigen, daß schon vor dem Auswachsen der Opercularfalte an den Außenkiemen eine Drehung einsetzt, die dahinführt, daß die Lateralfläche der Kiemenstämme, welche anfangs die Fiederanlagen trägt, erst nach schräg hinten und ventral, dann nach medial gekehrt wird (s. meine Taf. 7, Fig. 14 c). Bei Protopterus ist der Befund im wesentlichen gleich. Nur werden nach Budgett die drei letzten Kiemenstämme relativ länger als bei Lepidosiren und die Vereinigung der jederseits vier Stämme auf eine Wurzel erfolgt zu einem späteren Zeitpunkt, nämlich, wenn die Kiemen ihre höchste Ausbildung erlangt haben. Dann rückt auch die Kiemenwurzel mehr nach vorn, der Stamm der ersten Kieme mehr ventralwärts, der der vierten mehr dorsalwärts.

Während bei Lepidosiren nach der späten Eröffnung der Kiemengänge bei einen Monat alten Tieren die Rückbildung der äußeren Kiemen eingeleitet und bis zur 6. Woche durchgeführt wird, bleiben die äußeren Kiemen des Protopterus zum Teil gewöhnlich zeitlebens bestehen.

Außer Budgett hat nur Claus vier äußere Kiemenpaare bei Protopterus gesehen. Die meisten Autoren haben offenbar ältere Protopteruslarven untersucht und fanden hier nur drei Kiemen, indem die des 3. Kiemenbogens fehlte, oder gar nur zwei, indem

dazu wohl noch die des 6. Kiemenbogens in Verlust geraten war. Albrecht hat einen Protopterus mit links einer, rechts zwei Kiemen abgebildet. M'Donnel hat sie bei einem von acht untersuchten Tieren ganz vermißt, Ayers bei einer Reihe von Exemplaren aus dem weißen Nil. Offenbar kann der Rückbildungsprozeß also sehr weit gehen. Die endgültige Lage der Außenkiemen dicht hinter und über dem Hinterrand des Operculums zeigt am besten Kerrs Abbildung von Lepidosiren (Taf. 7, Fig. 14c).

Für die Dipnoer ist also erwiesen, daß die laterale Kiemenbogenfläche der Mutterboden der äußeren Kiemen ist, dem erst der Kiemenstamm entsprießt, der auf seiner Lateralfläche die Fiedern treibt. Kerr gibt ausdrücklich an, daß „entodermales" Zellmaterial am Aufbau dieser Kiemen nicht teilnehme. Für die Crossopterygier fehlt mir die genaue Kenntnis der Kiemenentwicklung [1]). Aber sie wird auch nicht zu sehr vermißt, denn hier liegen die Verhältnisse sehr einfach. Die bisher untersuchten Larven dieser Tiere zeigten einmütig nur am 2. Kiemenbogen Außenkiemen. Und zwar saßen sie hier auf der nach außen und vorn gewandten Fläche desselben genau am Hinterrand des Operculums, von dem aus ihr Fuß auf den Anfang der Membrana branchiostega hinübergriff. Auch hier sitzen sie dem Dorsalende des Kiemenbogens genähert (vgl. Clemens).

Es gehen also auch sie sicher aus der lateralen Kiemenbogenfläche hervor und damit ist es ausgemacht, daß die äußeren Kiemen der zweilungigen Dipnoer und der Crossopterygier einander speziell homolog sind. Ferner sehen wir, daß auch die äußeren Kiemen Differenzierungen des Integumentes darstellen, ebenso wie die inneren Kiemen. Trotzdem besteht zwischen äußeren und inneren Kiemen ein Unterschied. Dieser tritt nicht nur im endgültigen feineren Aufbau beider hervor, sondern mehr noch in ihrer zeitlich so getrennten und verschiedenen Anlage. Onto- und phylogenetisch älter sind meines

---

1) Kerrs Aufsatz über die Entwicklung des Polypterus senegalus in Bd. XII von: The Work of John Samuel Budgett Balfour student of the University of Cambridge, mir nicht zugängig, enthält vermutlich diesbezügliche Angaben, da Kerr 1906 generell auch für die Crossopterygier angibt, daß die äußeren Kiemen auf der Lateralfläche der Kiemenbögen lange Zeit vor Eröffnung der Kiemengänge angelegt würden. Ihr Epithelbezug würde wie bei denen des Lepidosiren dem Ektoderm entstammen, nach jener allgemeinen Angabe Kerrs.

Erachtens die inneren Kiemen, darüber läßt der Standort der äußeren Crossopterygierkiemen kaum Zweifel.

Es begegnen uns bei Selachiern, Ganoiden, Teleosteern und Dipnoern demnach drei Arten von Kiemen: Innere Kiemen, Fadenkiemen, äußere Kiemen. Die Fadenkiemen stellen sich als larvale, früh auftretende Differenzierungen der Distalenden primärer innerer Kiemenblätter dar und gehen ontogenetisch der Entfaltung der sekundären Kiemenblättchen der inneren Kiemen voraus, schwinden im gleichen Maße auch, wie die sekundären zur Ausbildung gelangen. Indem sie denselben Aufbau wie die primären Kiemenblätter in früher Entwicklungszeit aufweisen, liefern sie uns eine sachliche Unterlage für die Annahme, daß sie ein phylogenetisch wichtiges Stadium der Geschichte der inneren Kiemen uns vor Augen führen. War bei Amphioxus die respirierende laterale Kiemenbogenfläche glatt, so wird sie bei den Ahnen der Cranioten knopfartige Erhebungen und später Fäden besessen haben, wie das vergleichend-anatomische Überlegungen nahelegen. Dieses phylogenetische Stadium wird unendlich lange bestanden haben, denn die Ontogenie der inneren Kiemen zeigt ja die Gestaltung der primären Kiemenblätter gänzlich an das laterokaudale Auswachsen der Kiemenbögen geknüpft und dies kann phylogenetisch nur in fabelhaft langen Zeiträumen erreicht worden sein, wie das der Aufbau der Kiemenbögen der Selachier mit seinem komplizierten Skelettapparat und bei Holocephalen, Dipnoern und den anderen Fischen die außerordentliche Entfaltung des wichtigen Operculums belegt.

Besteht so wohl eine genetische Brücke zwischen Fadenkiemen und inneren Kiemen, so ist eine solche zwischen inneren und äußeren Kiemen meines Erachtens nicht anzunehmen. Ganz außerordentlich weit muß ontogenetisch schon die Kiemenregion der Crossopterygier wenigstens entwickelt sein, ehe am kaudalsten Ende des Operculums am Übergang in die Membrana branchiostega die Anlage der äußeren Kiemen erfolgen kann. In der Phylogenie kann dies zeitliche Verhältnis zwischen inneren und äußeren Kiemen nicht viel anderes gewesen sein. Epigonen innerer Kiemen vielmehr stellen wohl die äußeren Kiemen der Crossopterygier dar, deren Entwicklung in Gestalt nur eines Knötchens auf der Mitte der lateralen Kiemenbogenoberfläche einsetzt. Und doch sind die Beziehungen innerer und äußerer Kiemen zueinander so außerordentlich wichtig und interessant, erheben sich doch beide

aus der Lateralfläche der Kiemenbögen, beide aus dem Integument. Beide erheben sich erst fadenartig, beide erhalten dann einen biserialen Besatz zarterer respirierender Organe, beide zeigen auch in dem Abflachen der Epidermis zu einem niedrigeren, einschichtigen Epithel und in der innigen Annäherung des Gefäßapparates an das respiratorische Epithel gleiche Differenzierungsrichtung.

Hier ist nicht der Ort, der Kiemenphylogenie nachzugehen, auch nicht, nach mechanischen Erklärungen dieser Dinge zu suchen. Aber die wichtige Tatsache der integumentalen Herkunft der Kiemen soll doch noch unterstrichen werden durch einen Hinweis darauf, daß kiemenartige Fadenbildungen am Integument auch weit außerhalb der Kiemenregion in unseren Gruppen einmal vorkommen. Während der Fortpflanzungsperiode treten an den paarigen Hinterextremitäten männlicher Lepidosiren paradoxa von Lankester zuerst beschriebene lange, schlanke Fäden auf, die, ganz wie die Fiedern der äußeren Kiemen, an der medialen Hinterfläche der Organe sitzen und wie Kerrs schöne Abbildungen (meine Taf. 7, Fig. 15a u. b) zeigen, mindestens im ganzen distalen Abschnitt der Extremität außerhalb der Brutzeit kurze, in zwei Längsreihen stehende Knöpfe oder Fädchen darstellen. Kurz vor der Fortpflanzungszeit nimmt ihre Zahl und Länge zu und allgemein wird nun die ganze Medialfläche der Extremität mit Fäden besetzt, ganz wie an den äußeren Kiemen des Protopterus der erst biseriale Fiederbesatz einem allgemeinen Fiederbesatz der ganzen medialen Kiemenstammfläche Platz macht. Nach der Fortpflanzungszeit geht der Apparat auf sein Ausgangsstadium wieder zurück. Im Stadium seiner Blüte sind die Fäden blutrot gefärbt und Kerr gibt an, der Oberfläche dieser Fäden liege ein reiches Kapillarnetz nahe, das ein intra-epidermoidales Netzwerk bilde. Ihm kann gewiß kaum eine andere als respiratorische Bedeutung zukommen, die es vermutlich dem die Brut hütenden Männchen ermöglicht, ohne zur Lungenatmung greifen zu müssen, bei der Brut zu bleiben (vgl. auch: Agar, W. E., On the appearens of vascular filaments on the pectoral fin of Lepidosiren paradoxa, Anat. Anz. 1908, Bd. XXXIII). Daß diese Organe nicht nur für das Kiemenproblem, sondern ebenso für die Beurteilung der Herkunft der Extremitäten von Belang sind, versteht sich von selbst. Dabei erscheint es mir sehr wichtig, daß respiratorische Einrichtungen am Integument des Körpers in unseren Gruppen außer-

halb der Kiemenbögen und der Extremität meines Wissens fast nirgends bestehen[1]).

III. Cyclostomen.

Es bestehen nur innere Kiemen. Primäre und sekundäre Kiemenblätter sind unterscheidbar. Auch hier liegen die primären Kiemenblätter an der Vorder- und Hinterwand der Kiemengänge. Ihre Befestigung am Kiemenbogen, ihre Richtung, ihre Dimensionen, ihr Besatz mit sekundären Kiemenblättchen zeigen vollkommen denselben Bauplan, wie wir ihm bei den inneren Kiemen der Selachier, Ganoiden, Teleosteer und Dipnoer begegnet sind (vgl. auch Taf. 6, Fig. 4). Wie bei Selachiern ist der Kiemenbogen sehr viel länger als die primären Kiemenblätter. Aber auch der feinere Aufbau der sekundären Kiemenblättchen zeigt uns mit Pilasterzellen und respiratorischem einschichtigen Epithel Verhältnisse wie bei den genannten vier Gruppen.

Wenn trotzdem die Cyclostomen für sich abgehandelt werden, so geschieht es nur, weil für ihre Kiemen bisher von kompetenten Untersuchern (Goette, Moroff, Greil) behauptet wurde, sie entständen sicher in entodermalem Bereich. Wir haben daher die Ontogenie noch einmal zu prüfen. Leider konnte ich das bisher nicht an selbstgesammeltem Material tun. Aber schon Kritik an dem bisher Erforschten scheint nützlich.

Nach Goette entstehen beim Petromyzonembryo acht Paar seitlicher Kiemenbuchten am vordersten Urdarmende. Sie nehmen „die ganze Länge des Vorderdarmes von der ektodermalen Mundbucht bis an den Herzbeutel“ ein. Von vorn nach hinten erfolgt ihre Anlage und Weiterentwicklung der Reihe nach. Sie haben die Form von „Furchen, die in der ganzen Höhe des Darmes senkrecht verlaufen, durch weite Mündungen mit ihm zusammenhängen und mit einem verjüngten Grunde an die Oberhaut stoßen“. Zwischen zwei Urdarmbuchten liegt je ein Kiemenbogen. (v. Kupffers Abbildung 4 stellt solchen Befund am Frontalschnitt des Vorderendes eines Embryo von nicht ganz 4 mm Länge dar.) Jetzt erfolgt nach der v. Kupfferschen Darstellung gleichzeitig die Perforation der Rachenhaut und die Eröffnung der 2. und 3. ento-

1) Die Epidermis der Kopfoberfläche von Periophthalmus sowie die der lateralen Fläche des Operculums fand Rauther vaskularisiert.

dermalen Kiemenbucht nach außen, bald auch die der 4.—8. Es soll nach v. KUPFFER nur eine winzige äußere Kiemengangsöffnung zu finden sein. Damit im Einklang steht GOETTES Angabe, daß der Durchbruch lediglich in der Mitte des Kiemenbuchtgrundes erfolge. Dorsaler und ventraler Kiemenbuchtgrund werden also nicht mit eröffnet. Gleich danach (Embryo von etwas über 4 mm Länge) sehen wir den Grund der entodermalen Kiemenbuchten nach lateral und rückwärts sich verschieben. Er wird jetzt quergestellt. Infolge davon ist das distale Ende der Vorderwand der Kiemenbuchten mehr lateral rückwärts gezogen. Der Kiemenbogen sondert sich nun in zwei Abschnitte, in eine quergestellte mediale dorsoventrale Leiste, den „Kiementräger“ und in eine mehr sagittal gestellte äußere Platte, die laterale „Kiemenbogenplatte“, welch letztere sich gegen ihren Hinterrand merklich verjüngt und sehr in die Länge wächst (vgl. Taf. 7, Fig. 16, *2* u. *3*). Zwischen „Kiementräger“ und „Kiemenbogenplatte“ verdünnt sich der Kiemenbogen immer mehr, bis beide nur noch durch eine dünne Membran zusammenhängen (*4*). Im „Kiementräger“ taucht in der Mitte die Arterie, medial die Vene auf, ganz medial in der „Kiemenbogenplatte“ das knorpelige Viszeralskelett. Am 2. Kiemenbogen (Hyoid) unterbleibt der Sonderungsvorgang.

Schon bei einem 5 mm langen Petromyzonembryo sind nach v. KUPFFER die Anlagen der primären Kiemenblätter deutlich zu erkennen. Sie finden sich, wie bei Selachiern, zunächst nur an der kaudalen Seite der Kiemenbögen, aber nicht wie bei Selachiern, auf der Lateralfläche derselben, sondern auf dem medial gelegenen Kiementräger. Dort begegnet man ihnen auf dessen lateral gewandten Schrägen, die zur Verbindungsmembran mit der „Kiemenbogenplatte“ überleiten, als halbkugeligen Vorwölbungen. Zuerst bestehen sie nur auf der Hinterfläche der Kiemenbögen wie bei Selachiern, dann werden sie auch auf dessen Vorderfläche angelegt und stehen hier etwas weiter lateralwärts. Diese Vorwölbungen wachsen bald zu Fäden aus, deren Basis zugleich breiter wird, denn es erweist sich, daß das an die Verbindungsmembran zur „Kiemenbogenplatte“ angeschlossene Stück des Kiementrägers lateralwärts in die Länge wächst, ohne daß der ihm aufsitzende mittlere Fußteil der Kiemenanlage sich von seiner Wachstumsfläche zurückzöge. „Das dreieckige Kiemenblättchen wächst aber am proximalen Rande stärker als am distalen und stellt sich dadurch schräg zum Kiementräger, der seinerseits sich nach vorn biegt“ (GOETTE). Bei Larven von 1 cm Länge

tauchen die sekundären Kiemenblättchen an der Ober- und Unterfläche der primären alternierend auf.

Bei der Metamorphose des Ammocoetes in das Petromyzon gehen „Kiementräger" und „Kiemenbogenplatte" wieder wie ehemals eine breite Verbindung ein (Taf. 7, Fig. 16). Die membranöse Verbindung beider Kiemenbogenteile weicht auseinander und Kiementräger und Kiemenbogenplatte sind nicht mehr unterscheidbar. GOETTE macht offenbar die Entstehung der Bluträume des Kiemenbogens von der Kiemenbogenplatte her für die Umbildung verantwortlich. Meines Erachtens erklärt das die Lage des distalen Endes der primären Kiemenblätter zum Viszeralknorpel nicht. Vermutlich verursacht das laterokaudale Auswachsen des lateralen Kiementrägerteiles vielmehr die Gestaltsänderung.

Muß an den aufgeführten Tatsachen der Ontogenie geschlossen werden, daß die Anlage der primären Kiemenblätter im Bereich des Entoderms erfolgt?

Meines Erachtens entspricht die „Kiemenbogenplatte" nebst Verbindungshaut der Embryonen und des Ammocoetes dem freien Septalteil der Selachier, d. h. jenem Abschnitt der Mittelkante der lateralen Kiemenbogenoberfläche, welche nach Auswachsen der Basen der primären Kiemenblätter lateral derselben gelegen ist und ontogenetisch vor Entstehung der primären Kiemenblätter angelegt wird (Taf. 6, Fig. 8). Auf den Schrägen des medialen „Kiementrägers", die zu diesem „freien Septum" führen, entstehen die primären Kiemenblätter.

Demnach würde das Septum früh sehr viel größer ausgewachsen sein als bei Haien, und würden die Kiemen viel später an der Basis dieses Septums, und daher scheinbar nicht mehr auf der Lateralfläche, sondern in der Tiefe der Kiemengänge, angelegt werden. Die von GOETTE betonte Tatsache des laterokaudalen Auswachsens des lateralen Teiles auch am „Kiementräger" — bewiesen durch die den Selachiern gleiche Art der Entstehung der primären Kiemenblätter — zeigt, daß meine Deutung der Kiemenbogenteile der Cyclostomen nicht in der Luft schwebt. Für meine Beurteilung spricht auch die Lage der Kiemenvene und Kiemenarterie im „Kiementräger", übereinstimmend mit den Befunden der anderen Cranioten, während die eigenartige Lage des Viszeralknorpels und des Nerven bei wohl allgemein abgelehnter Homologie dieses Skelettes mit dem der Gnathostomen

keine Gegeninstanz abgeben dürfte, zumal phylogenetisch ohne Frage die Kiemenbogengefäße außerordentlich viel älter sind als die Viszeralbögen.

Will man aber die Berechtigung meines Vergleichs der Befunde mit denen der Selachier auch zugestehen, dann wird man sich natürlich doch fragen, kann das Ektoderm denn überhaupt den Mutterboden des Kiemenepithels hier bei Petromyzon abgeben?

Vorerst kann meines Erachtens diese **Möglichkeit** gar nicht abgestritten werden. Die Sonderung des Kiemenbogens in „Kiementräger“ und „Kiemenbogenplatte“ erfolgt erst nach v. Kupffer, wenn die Kiemengänge offen sind, so daß die Behauptung, die Anlage erfolge innerhalb der Verschlußmembran, nichts entscheidet. Es kann also das Septum auf zweierlei Weise entstanden sein:

1. (Vgl. Taf. 7, Fig. 17, rechte Hälfte.) Im Laufe der Entwicklung bleibt der Vorderrand jeder äußeren Kiemengangsöffnung fest an seinen Platz und das „Septum“ wächst als Integumentfalte der lateralen Kiemenbogenoberfläche in laterokaudaler Richtung außen über die äußere Kiemengangsöffnung hinweg — oben war ja lediglich ohne Berücksichtigung der bewirkenden Ursachen von einer Verschiebung des Grundes der entodermalen Kiemenbuchten gesprochen worden —. Die Folge dieses Wachstums wäre, daß die ektodermale mediale Hinterfläche des „Septums“ jedes Kiemenbogens zusammen mit der ektodermalen lateralen Vorderfläche des „Septums“ des nächsten Kiemenbogens fortgesetzt den Kiemengang nach lateral verlängert. Der Anteil des Entoderms am Aufbau der Kiemengänge bliebe auf die winzige Strecke der Tiefe der ersten entodermalen Kiemenbucht beschränkt. Dann wäre der Ort der Kiemenanlage wohl sicher Bereich des Ektoderms.

2. (Vgl. Taf. 7, Fig. 17, linke Hälfte.) Die Ektoderm-Entodermgrenze bleibt ständig an der äußeren Kiemengangsöffnung liegen. Bei Bildung des „Septums“ wachsen Ektoderm (lateralvorn) und Entoderm (medialhinten) immer im genau gleichen Maße. Dann wären die Kiemen sicher entodermalen Ursprungs, was ihr Epithel anlangt.

Daß die laterale Eröffnung der entodermalen Kiemenbuchten nur in so geringer Ausdehnung stattfindet, entscheidet ja für keine der zwei Möglichkeiten.

Die Ontogenie muß also erneut befragt werden. Goettes Untersuchungen bilden keinen Abschluß. Ich

bin fest davon überzeugt, sie wird zugunsten der ersten Bildungsart entscheiden. Für diese Lösung spricht der gleiche Bau der sekundären Kiemenblättchen bei Cyclostomen und Selachiern, Ganoiden, Teleosteern und Dipnoern, ihre gesetzmäßige und gleiche Verbindung mit den primären, ferner auch der gleiche Modus der Kiemenontogenie. Dazu aber scheint mir nur so Licht zu fallen auf die mikroskopisch-anatomischen Befunde der ganzen Kiemengänge, die SCHAFFERS wertvolle Untersuchungen der Kiemenregion von Ammocoetes zutage gefördert haben[1]).

Die Kiemengänge von Ammocoetes lassen zwei Hauptabschnitte unterscheiden, einen rohrartigen lateralen und einen beutelartig erweiterten medialen. Der weite Beutel steht mit dem Lumen des Kiemendarms durch eine dorsal und hinten eingeschnürte innere Kiemengangsöffnung in Verbindung, so daß man vom Kiemendarm aus an die mediale Dorsalfläche des Beutels nur nach Überwindung einer dorsoventral vorspringenden Kante („dorsale Kiemenkante") gelangen kann und auf die kaudalgewandte Beutelwand nur, wenn man um das von hinten nach vorn kantenartig vorspringende mediale Kiemenbogenende, das oralwärts umgebogen ist, herumfährt. Die dorsale Kiemenkante mit dem rückwärts angeschossenen medialen, kiemenblattfreien Kiemenbogenende bildet eine sagittal gestellte Sichel, die für uns besonderes Interesse hat. (Vgl. SCHAFFERS Abbildungen, auch in OPPEL, Bd. VI).

Nach SCHAFFER setzt sich die Epidermis (von der Lateralfläche der Kiemenbogenplatte) durch die äußere Kiemengangsöffnung in den Kiemengang fort. Dabei verschwinden zunächst aus ihr die Körnerzellen, dann auch die Kolbenzellen, während das ganze mehrschichtige Epithel, oben von einer Cuticula bedeckt, rasch in der Schichtzahl abflacht. Kurz vor einer Verschlußklappe der lateralen Kiemengangshälfte schließt sich kontinuierlich ein höchstens zweischichtiges Pflasterepithel an, das auch noch ein Stück weit an der Lateralfläche der beutelartigen medialen Kiemengangshälfte gefunden wird. Immer einschichtig war es an der Membran, die „Kiementräger" und „Kiemenbogenplatte" miteinander verbindet. Im ganzen bedeckt die Beutelerweiterung ein anderes Epithel, mit ersterem aber gewöhnlich

1) Leider erschwert die Schreibweise SCHAFFERS den Gebrauch dieser wesentlichen Arbeit bedeutend. (SCHAFFER, Arch. f. mikr. Ant., Bd. XLV).

in allmählichem, kontinuierlichem Übergang. In diesem Epithel folgt auf die flachzellige Basalschicht der vorigen Strecke zunächst eine Lage von Deckzellen mit gestricheltem freiem Saum. Dann aber schieben sich zwischen diese beiden Zellagen Komplexe großer Drüsenzellen ein (intraepitheliale Drüsen). Dies merkwürdige Epithel bedeckt Boden und Dach des Beutelabschnittes bis nahe an den Kiemendarm. An der Vorder- und Hinterwand des Beutels geht es in das respiratorische Epithel (ein einschichtiges Epithel mit Cuticularsaum) über, nach Schwund der zwei unteren Zelllagen. Nur zwischen den primären Kiemenblättern bleibt das mit intraepithelialen Drüsen durchsetzte Epithel erhalten.

Von großem Interesse ist das Verhalten an der oben bezeichneten Sichel. Nach der inneren Kiemengangsöffnung zu bemerkt man an ihr fast überall ein mehrreihiges, schmalzelliges Flimmerepithel, das SCHAFFER beschreibt und das mich mehr an Epithelbilder von Amphioxus und Wirbellosen als an Cranioten-epithel erinnert. Vom Dach, der Vorder- wie Hinterwand des Beutels treten nun das Epithel mit den intraepithelialen Drüsen sowie das respiratorische Epithel mit dem Flimmerepithel in Verbindung. Der Übergang in das Flimmerepithel kann plötzlich erfolgen oder aber es ist eine kleine Zone zwei- bis dreischichtigen Plattenepithels zwischen beide geschaltet (vgl. SCHAFFERS Fig. 9, Arch. mikr. Anat., Bd. XLV). An der Übergangsstelle der Epithelien sieht man nun oben auf dem hier zunächst flimmerhaarlosen mehrreihigen Epithel „noch eine Reihe platter kubischer Zellen“, „die mit den darunterliegenden Zylinderzellen so wenig verbunden ist, daß sie sich an Schnitten oft als zusammenhängende Lamelle abhebt“. Diese Lamelle steht in Kontinuität mit dem Plattenepithel des Kiemenbeutels. *Man hat den Eindruck, als verdrängte ein durch die äußere Kiemengangsöffnung eingedrungenes Epithel, mit der Epidermis in kontinuierlichem Zusammenhang, hier gewaltsam das altertümlich anmutende mehrreihige Flimmerepithel.* Bezeichnet das letztere ein entodermales, ersteres das ektodermale Epithel der ersten Kiemengangsanlage?

Die Untersuchungen dieser theoretisch so interessanten Übergangszone mit Benutzung der Ontogenese werden zu entscheiden haben.

An der speziellen Homologie der sekundären Kiemenblättchen der inneren Cyclostomenkiemen mit denen der inneren Kiemen der Selachier, Ganoiden, Teleosteer und Dipnoer möchte ich kaum zweifeln.

IV. Amphibien.

A. Die äußeren Kiemen der Gymnophionen und Urodelen.

Die in Betracht kommenden Verhältnisse bei den Gymnophionen sind durch die Vettern Sarasin, durch Brauer und Marcus im wesentlichen klargestellt. Über den Bau der äußeren Urodelenkiemen finden wir bei Clemens eine gute Zusammenstellung. Über die Ontogenie haben uns zahlreiche Abhandlungen eines Jahrhunderts unterrichtet. Die Arbeiten von Maurer sind die wichtigsten, neuerdings haben Greils Untersuchungen über Triton eine besondere Rolle gespielt.

Die Außenkiemen zeigen in unserer Gruppe einen gemeinsamen Bauplan. Wie die äußeren Kiemen der zweilungigen Dipnoer und Crossopterygier lassen sie einen Stamm und von ihm ausgehende Fiedern unterscheiden.

Meist ist der mit dem Distalende nach lateral hinten gerichtete Kiemenstamm einheitlich (z. B. bei Siphonops, Ichthyophis, Hypogeophis, Plethodon, Desmognathus, Gyrinophilus, Spelerpes, Salamandra, Molge, Necturus u. a.). Seine Basis zeigt dann ovale Form mit dorsoventral gerichteter Längsachse. Tiere, die nur ganz kurze Zeit durch äußere Kiemen atmen — etwa nur vor dem Ausschlüpfen — haben einen seitlich abgeplatteten Stamm mit leicht gebuckelter Lateralfläche (Gymnophionen, Salamandra atra z. B.). Tiere, die längere Zeit äußere Kiemen als Respirationsorgane verwenden, entwickeln den schlanken Stamm bald zu einem voluminöseren Gebilde, das mehrminder dreikantig wird, durch Ausbildung einer dorsolateralen Kante. Bei perennibranchiaten Formen endlich kann der Stamm schließlich, ähnlich wie bei manchem Crossopterygier, Äste treiben, die dann von beiden Kanten der Ventromedialfläche des Stammes Ausgang nehmen (Siren, Proteus, Pseudobranchus). Von ihnen gehen sogar manchmal wiederum feinere Äste aus (Siren, Proteus). Länge, Breite, Dicke und Form des Kiemenstammes schwankt zumal bei Perennibranchiaten, selbst bei derselben Art, nicht unerheblich.

Erwachsene Fiedern sind auch hier stets unverzweigt, entweder drehrund oder mehr bandartig, manchmal sind sie nahe der Basis in letzterem Falle schmaler und verbreitern sich distal blattartig etwas. Soviel bisher festgestellt ist, tritt ontogenetisch der Fiederbesatz überall in zwei Längsreihen runder Fädchen auf der ventralen Kiemenstammfläche auf. Er wird dann genau wie bei Lepidosiren paradoxa auf dessen Vorder- wie Hinter-

kante gedrängt und gerät so nach entsprechender Drehung der ventralen Kiemenstammfläche nach medial und hinten auf die dorsale und ventrale Stammkante. Genau wie die sekundären Kiemenblättchenreihen der primären inneren Kiemenblätter der Cyclostomen, Dipnoer und Fische, und genau wie die Fiedern der äußeren Kiemen der zweilungigen Dipnoer und Crossopterygier stehen auch bei Gymnophionen und Urodelen die beiden Fiederreihen alternierend zu einander und legen uns die Frage vor, worin die Ursache dieser Verhältnisse zu suchen sein mag.

Diese gesetzmäßige Anordnung der Fiedern tritt aber immer mehr zurück bei älteren Tieren, wo solche noch Kiemen tragen, ganz besonders also bei Perennibranchiaten. Tiere, die längere Zeit über äußere Kiemenatmung haben, zeigen, wie ältere Protopteruslarven, zu den zwei Fiederreihen das Neuauftreten von Fiedern außerhalb der Reihen. Entweder ist dann die ursprünglich ventrale Kiemenstammfläche mit mehreren Längsreihen von Kiemenfäden besetzt oder die Fiederanordnung ist unregelmäßig. Auch die anschließende später dorsale und ventrale Kiemenstammfläche können dann mit Fiedern versehen werden (Necturus). Bei Siren lacertina scheint der Fiederbesatz unregelmäßig sich schließlich auch über andere Stammteile zu verbreiten (s. Clemens).

Die ursprüngliche Einfachheit der Fiederstellung geht also ebenso wie die Einfachheit des Kiemenstammes immer mehr verloren, je länger das Tier durch äußere Kiemen atmet, doch ist der Anschluß der Verhältnisse in unserer Gruppe an die der äußeren Kiemen der Dipnoer und Crossopterygier gar nicht zu verkennen.

Längst weiß man, daß auch hier die Fiedern die eigentlichen Respirationsorgane sind, während der Stamm und seine eventuell vorhandenen Äste die zu- und abführenden Blutgefäße beherbergen und außerdem als Stütz-, Bewegungs- und Schutzorgane des respiratorischen Apparates aufzufassen sind.

Daher hat unsere Untersuchung eine Vergleichung dieser Fiedern untereinander vorzunehmen. Die mikroskopisch-anatomische Prüfung hat gezeigt, daß jede Fieder einen mehrminder kräftigen bindegewebigen Achsenstrahl mit einem epithelialen Überzug darstellt. Zunächst besteht der Achsenstrahl bei allen Formen aus gallertigem (embryonalem) Bindegewebe, das bei Hypogeophis laut Marcus Bericht immer spärlicher wird, je mehr die Kiemen heranwachsen. Wo aber die äußeren Kiemen längere Zeit hindurch funktionieren, verwandelt sich das embryonale

Bindegewebe nach und nach in ein sehr locker fibrilläres. Es weist hauptsächlich senkrecht zur Längsachse der Fiedern stehende Fasern auf und beherbergt Chromatophoren in mehrminder großer Zahl. Zunächst enthält es überall nur eine unverästelte Kapillarschlinge, die in der Wachstumszeit der Kiemen aber nie ganz zum distalen Fiederende vordringt. Diese Blutgefäßschlinge liegt auf der Oberfläche des Achsenstrahles und dicht unter dem Epithel, das offenbar zunächst allgemein einschichtig und platt ist. Die freie Epithelzellfläche ist manchmal vorgebuckelt. Der Kern queroval oder kugelig. Atmet das Tier längere Zeit durch Außenkiemen, dann ändert sich mit dem Bindegewebscharakter auch meist der des Epithels und der Blutgefäßschlinge. Man kann an lebenden Salamanderlarven leicht beobachten, daß dann der zuführende und abführende Ast der Blutgefäßschlinge weitere Kapillaren ausgehen lassen, die im ganzen in distal leicht konvexem Bogen annähernd quer von der Arterie zur Vene ziehen. Dabei bewahren auch diese Kapillaren in der Hauptsache eine dem Epithel sehr genäherte Lage. Das Epithel besitzt von vornherein am distalen Fiederende, solange die Kieme wächst, mindestens Zweischichtigkeit, wobei die untere Lage als Zellproliferationszone für die weiterwachsende Fieder verantwortlich zu machen ist. Die Ansätze einer Mehrschichtigkeit treten sonst aber an der Fiederbasis wohl allgemein zuerst auf. Wohl bei allen Urodelen stellen sie sich nach einiger Zeit ein, ohne daß gewöhnlich große zusammenhängende Strecken zweischichtigen Epithels zustande kommen. Bei Salamandra maculosa fiel mir auf, daß über den zwei ursprünglichen Schenkeln der Blutkapillarschlinge eigentlich niemals eine Zweischichtigkeit anzutreffen war, selbst wenn, wie im proximalen Fiederteil, ringsum große zweischichtige Epithelkomplexe lagen. Dem Epithel fehlt jedenfalls oft eine Basalmembran. Zu bemerken ist noch, daß das Epithel bisweilen — wie auch sonst in der Epidermis junger Amphibien — als flimmerndes beschrieben ist. Auf alle Fälle flimmert es meist nur streckenweise — auch bei der gleichen Art — wo dann das distale Fiederende ein flimmerndes Inselchen fast regelmäßig aufweist. Bei manchen Tieren hat man keinerlei Flimmerbesatz gefunden.

Wir haben also einen Bau wie bei den Fadenkiemen der Selachier und Teleosteer und den äußeren Kiemen der zweilungigen Dipnoer und Crossopterygier. Zugleich ist nachgewiesen, daß die Fiedern unserer Gruppe im Grunde alle von derselben Art

sind. Das gilt auch trotz der im Alter der Perennibranchiaten auftauchenden Besonderheiten, die sich bei Proteus darin äußern, daß hier die Blutkapillaren recht weit werden und nicht nur auf der Oberfläche des bindegewebigen Achsenstrahls anzutreffen sind, sondern bei einer Reduktion des Bindegewebes auch dessen Inneres durchsetzen, wobei sie entfernt an die Befunde von sekundären Kiemenblättchen innerer Fischkiemen erinnern (vgl. Faussek).

Die Lage der Fiedern zu den Stämmen betrachteten wir. Sie schwankte. Aber auch hier ist in der Ontogenese die erste Anlage stets bestimmt lokalisiert. Zwei Fiederserien auf der ventralen Kiemenstammfläche bilden bei jeder Außenkieme den Ausgangspunkt der Differenzierung. Es bleibt also übrig, die Herkunft des Kiemenstammes zu prüfen. Hier ist längst die laterale Kiemenbogenfläche als Ausgangspunkt der Anlage der äußeren Kiemen erkannt. Aber diese Angabe, die für die Urodelen schon etwa 100 Jahre besteht, müssen wir noch mehr präzisieren. Es ist die Mitte der Lateralfläche der Kiemenbögen 3, 4 und 5, die den Mutterboden der Kiemen abgibt (vgl. Taf. 7, Fig. 18a u. 19).

Darin zeigt sich eine neue Übereinstimmung der äußeren Kiemen unserer Gruppe mit denen der zweilungigen Dipnoer, die freilich auch am 6. Kiemenbogen noch die Anlage einer Außenkieme zeigten. Ein Blick auf die Brauersche Abbildung von Hypogeophis und meine eines Molge belehrt, daß die Außenkiemen nicht am Dorsalende des sich zuerst zeigenden Kiemenbogens — wie bei den zweilungigen Dipnoern — angelegt werden, sondern mehr der Mitte zu. Es muß demnach beim Heranwachsen der Embryonen der ventral der Kiemenanlage gelegene Kiemenbogenabschnitt sich vor allem entfalten. Denn bekanntlich stehen ja später alle Kiemen unserer Gruppe am Dorsalende der freien Kiemenbögen und damit oberhalb des vor und hinter ihnen gelegenen Oberendes der äußeren Kiemengangsöffnungen. Die Entstehung zweier paralleler Längsreihen von Fiedern an der Ventralfläche des größer gewordenen stumpfartigen Kiemenstammes ist bereits erwähnt. Zeitlich und der Zahl nach ist die Fiederbildung wenig regelmäßig. Neue Fiedern sprossen oft von anderen seitlich aus und gewinnen erst allmählich eigenen direkten Anschluß an den Kiemenstamm.

Gleicher Bau, gleiche Verbindung und Lage, sowie gleiche Herkunft der respirierenden Fiedern bei Gym-

nophionen uud Urodelen erweisen diese somit als speziell homologe Bildungen.

Bekanntlich hat GREIL die Kiemen als entodermale Bildungen hingestellt. Bei Triton alpestris, Siredon und Salamandra atra fand er frühzeitig Entodermzellen der 2. und 3. Schlundtasche im Bereiche des 1. bzw. 2. Branchialbogens an der Innenseite des Ektoderms“ sich vorschieben, „wobei sie dessen Sinnesschicht verdrängen. Diese Entodermzellen kommen so unmittelbar unter die Deckschicht des Ektoderms zu liegen. Alsbald schieben sich auch von den Vorderseiten der Schlundtaschen entodermale Zellen an der Innenseite des Ektoderms, gleichfalls unter Verdrängung seiner Sinnesschichte, vor. Schließlich stoßen die von den einander zugekehrten Seiten der 2., 3., 4. und 5. Schlundtaschen abstammenden Entodermzellen an der Innenseite des Ektoderms der drei vorderen Branchialbogen zusammen und bilden hier eine einheitliche, unmittelbar unter der Deckschicht befindliche Zellage. Der geschilderte Prozeß beginnt in der Mitte der Schlundtaschen und schreitet von da dorsal- und ventralwärts vor. Im Bereich des Mandibular- und Hyoidbogens unterbleibt jedoch dieser Vorgang“. Die Diagnose „entodermale“ Zellen hat GREIL auch hier wieder allein auf Grund der Dotterbeladung gestellt. MARCUS, der GREILS Präparate einsah, bestätigt die richtige Schilderung der Befunde durch GREIL, wie er denn auch dessen Ceratodusbilder als korrekt ansah, ist nur nicht der Ansicht, daß die Diagnose der dotterbeladenen Zellen als Entodermzellen richtig ist und fordert den Nachweis der Keimblattzugehörigkeit nach der Zellverbindung. Er ist der Ansicht, daß auch hier die Kiemen vom Ektoderm gebildet werden, nicht vom Entoderm. Ich halte es für wichtig, daß über die angebliche Verdrängung der Sinnesschicht des Ektoderms auch hier alle sicheren Angaben von GREIL selbst fehlen, wie schon betreffs CERATODUS gemeldet wurde.

Die von GREIL beregte Frage ist gewiß schwer zu entscheiden und es liegt mir einstweilen fern, die Möglichkeit seiner Ableitungen für die Urodelen zu bestreiten. Das wesentlichste Ergebnis unserer Untersuchungen ist fraglos das, daß auch hier die Lateralfläche der Kiemenbögen Kiemen hervorbringt, jene Fläche, die einstmals sicher Bereich des Integumentes war. Sollte später dies Integument verdrängt werden, dann wird der letzte sichere Nachweis dafür noch zu führen sein.

B. Die äußeren Kiemen der Anuren.

Eine eigene Art äußerer Kiemenbildungen treffen wir bei den Anuren.

Auch hier finden wir äußere Kiemen an den Kiemenbögen 3, 4, 5, auch hier erfolgt ihre erste Anlage in Gestalt einer zapfenartigen Erhebung auf der Mitte der lateralen Kiemenbogenfläche und, wie bei Gymnophionen und Urodelen, etwa nicht am Dorsalende der sichtbaren Kiemenwülste, wie wir alle von F. Zieglers Modellen her wissen. Aber dann ändert sich der Entwicklungsgang gegen den der Gymnophionen und Urodelen, denn nur eine Reihe von Fiedern geht von der Ventralfläche der zuerst angelegten Kiemenstämme aus. Diese freilich bisher nur an wenigen Anurenarten — aber wohl allen untersuchten — ganz sicher festgestellte Tatsache schließt eine komplette Homologie zwischen den äußeren Gymnophionen- und Urodelenkiemen einerseits und den äußeren Anurenkiemen völlig aus.

Betrachten wir den Bau der fertigen Anurenkiemen! Offenbar immer bleibt der Kiemenstamm einheitlich, was zum Teil gewiß mit der kurzen Gebrauchsdauer der äußeren Anurenkiemen bei nur recht kleinen Tieren in Verbindung stehen wird. Letztere ist wohl auch mit Schuld daran, daß manchmal am kaudalsten Kiemenstammpaar die Fiederbildung ganz unterbleibt. Freilich muß daran gedacht werden, daß, wie bei Hypogeophis, das dritte Kiemenpaar noch sehr spät entwickelt werden könnte, unmittelbar bevor es der bekannten Verdrängung durch das Operculum wieder weicht, und daran, daß die Beobachtungen bezüglich der Fiederbildung wohl kaum je so sorgsam geführt sind, daß kein Stadium übersehen ist. Mit anderen Worten: Sicherlich wohl tritt bei sehr vielen Anuren wenigstens auch hier ein Fiederbesatz von sehr kurzer Dauer auf, der dem Beobachter daher leicht entgeht. Wo eine Fiederbildung erfolgt an der ventralen Kiemenstammseite, da handelt es sich um die Anlage fadiger Gebilde, die selbst bei derselben Art in wechselnder Zahl und Länge vorhanden sind. Auch hier kann eine Neubildung von Fiedern wie bei den andern Amphibien durch Abspaltung von bereits gebildeten erfolgen. Die Fäden sind ziemlich drehrund und in ihrem feineren Aufbau vom Kiemenstamm wenig verschieden.

In der Längsachse der Fiedern treffen wir einen feinen Strang von gallertigem Bindegewebe, das auch schon Fibrillen enthalten kann. Nahe seiner Oberfläche treffen wir auch hier eine einzige unverästelte Blutkapillarschlinge von ansehnlicher

Weite. Das Epithel ist manchmal ganz platt und einschichtig und wird nur an der Basis kubisch (Alytes nach Vogt). Bei Rana ist es sehr stark pigmentiert, auch höher, aber offenbar auch einschichtig (Clemens). Seine Zellen buckeln sich an der freien Oberfläche etwas vor. Bei Alytes und Rana finden sich Flimmerhaare auf derselben.

Bekanntlich hat Weinland 1854 bei den Larven des Anuren Nototrema oviferum glockenförmige zarte Respirationsorgane gefunden, die mit einem fadenartigen langen Stiel der Lateralfläche der Kiemenbögen 3 und 4 aufsaßen. Die feinere Homologisierung der Glocke und des Stieles mit dem Kiemenstamm und den Fiedern der anderen Anuren kann natürlich erst vorgenommen werden, wenn über die Ontogenese der Nototremakiemen Genaues bekannt wird.

Die übrigen äußeren Anurenkiemen sind jedenfalls alle einander komplett homologe Bildungen.

Wohl sind sie alle auch Derivate der lateralen Kiemenbogenoberfläche, die zunächst stets vom Ektoderm überzogen ist, aber trotzdem hat Greil bekanntlich behauptet, daß auch diese Kiemen vom Entoderm gebildet würden.

Greil wies darauf hin, daß bei Rana esculenta und fusca, bei Bufo und Bombinator das Schlundtaschenentoderm sich lateralwärts vorschöbe, das Epithel der lateralen Kiemenbogenoberfläche vollständig unterwüchse, dessen Sinnesschicht verdränge und, nur von der belanglosen Deckschicht des Ektoderms noch überdeckt, aktiv die Kiemenbildung übernähme. Das Unterwachsenwerden des Ektoderms von seiten des Entoderms hat schon Maurer 1888 bei Rana beschrieben. Aber nach ihm zeigt die Mittelpartie der Lateralfläche diese Unterwachsung nicht und gerade diese Strecke ist Mutterboden der Kiemen. Für Bombinator bestätigt dagegen Ekman die vollständige Entodermunterwachsung der lateralen Kiemenbogenoberfläche. Bei Rana fusca und esculenta dagegen findet dieser Autor, daß die Kiemenanlage dorsal der entodermunterwachsenen Region vor sich geht. Lediglich der ventrale Fuß des Kiemenstammes fällt noch in die Unterwachsungszone. Ekman meint, ebenso verhalte sich Bufo, während er unter der lateralen Kiemenbogenoberfläche von Hyla nur einzelne Entodermzellen findet, keine geschlossenen Komplexe.

Von einer vollständigen Verdrängung der Sinnesschicht kann Ekman bei Bombinator nichts finden, nicht einmal Greil selbst gibt darüber genaue Auskunft.

Hier gerade aber liegt doch wohl der Angelpunkt der ganzen Frage, denn Greil betont nicht die wohl unbestrittene Teilnahme entodermaler Elemente am Aufbau der Kiemen, sondern schreibt ihnen die Kiemenbildung selbst zu. In der letzten Hinsicht aber halte ich Greil durch Ekmans Experimente, auf die ich verweise, für widerlegt. Ekmans Experimente lehren, daß auch bei den Anuren die Abkunft der äußeren Kiemen eine integumentale geblieben ist. Welche Rolle die entodermalen Zellen unter dem Ektoderm der lateralen Kiemenbogenoberfläche spielen, wissen wir nicht, aber diese Frage berührt unser Problem auch nicht mehr.

C. Die inneren Kiemen der Anuren.

Innere Kiemen treten bei Anuren als büschelförmige Bildungen später als die äußeren Kiemen auf und finden sich auf der konvexen Lateralfläche der Kiemenbögen 3, 4, 5 und 6 (Naue, F. E. Schulze). Naue hat mit Nachdruck gegen die Ansichten von Milne-Edwards, Balfour, Claus und Boas betont, daß bei Rana temporaria und esculenta wie Pelobates fuscus an allen vier Bögen je zwei Kiemenbüschelreihen auftreten. Dagegen hat Ekman neuerdings für Bombinator angegeben, daß der 6. Kiemenbogen nur eine Büschelreihe trage. Bei Pelobates ist nach Schulze die Reihenstellung zwar nicht zu verkennen, doch nicht so scharf ausgeprägt, wie sie Naue fand. Wenn letzterer für die von ihm untersuchten Formen angibt, „die Kiemenbäumchen der beiden mittleren Bögen stehen am regelmäßigsten, so daß die einzelnen Bäumchen je zweier Reihen desselben Bogens einander genau gegenüberstehen", meint Schulze, bei Pelobates sei weder ein regelmäßiges Alternieren der Glieder benachbarter Reihen, noch ein genaues Gegenüberstehen ganz konsequent durchgeführt. Vielmehr tritt nach Schulze „durch Ausweichen der Bäumchen aus den Hauptreihen einerseits und durch Selbständigerwerden eines Seitenzweiges zu einem gesonderten Stämmchen bei manchen Gliedern der Hinterreihe andererseits an den drei vorderen Bögen (und zwar besonders an derem Mittelteile) eine Vermehrung der Längsreihen mit teils alternierender, teils gegenständiger Stellung ein." Milne-Edwards äußerte sich früher im selben Sinn, wenn er für die Kiemenbögen 4 und 5 hervorhebt, daß auf ihnen die Kiemenbüschel in jeder Reihe sehr dicht stünden und man in jeder Reihe ein Büschel mehr mit seinem Fuß vorgerückt, die beiden Nachbarn

aber zurückgerückt finde, so daß bei flüchtiger Betrachtung man jede Reihe als Doppelreihe ansprechen könne.

Vermutlich lösen sich die Widersprüche in dem Sinn, daß bei manchen Anuren die kaudale Reihe der inneren Kiemen am 6. Kiemenbogen tatsächlich nicht angelegt wird, daß ferner bei jüngeren Larven die Kiemenbüschel in zwei regelmäßigen Längsreihen angetroffen werden, während mit Zunahme der Kiemenbüschel bei älteren Larven die erwähnten Nebenreihen noch hinzukommen. Die Neigung zur Bildung alternierender Kiemenreihen, die auch Boas besonders hervorgehoben hat, mag vielen Arten oder sogar Individuen ja abgehen, während sie bei anderen ganz sicher da ist.

Jedes Kiemenbäumchen erhebt sich in Gestalt eines Stammes etwa senkrecht zur Unterfläche. Nach Naue reicht der Stamm distal bis in die Spitze des Bäumchens. Der gerade Stamm trägt ein Stück oberhalb der lateralen Kiemenbogenfläche die Krone. Diese läßt schräg distal vom Stamm ausgehende verzweigte Äste erkennen, die zu diesem um so spitzwinkliger gestellt erscheinen, je distaler ihre Abgangsstellen liegen. Die distalen Zweige und Äste sind die feinsten. Es zeigt sich, daß die Verzweigung der Kiemenkrone keine regellose ist (Schulze). Der vordere und laterale Kiemenstammrand und ebenso die Vorderfläche der primären und sekundären Äste bleiben unverästelt.

Schulze findet in der Hauptsache jedes Kiemenbäumchen aus einer sehr reich verzweigten Blutgefäßschlinge bestehend. In den feinsten Zweigen findet man zwischen den Schenkeln der ganz unverästelten Gefäßschlinge einen feinen Strang von embryonalem Bindegewebe, in dem später offenbar auch Fibrillen angetroffen werden. Im Stamm ist das Bindegewebe ansehnlicher entfaltet und drängt die Gefäßschenkel so nicht nur weiter auseinander, sondern schiebt sich sogar noch zwischen sie und das sonst der Gefäßschlinge eng aufsitzende Epithel ein. Kein Zweifel, daß nur die feineren Zweige die Organe der Respiration darstellen und verglichen werden müssen. Ihr Epithel ist, wie schon Williams und Milne-Edwards wußten, einschichtig, sehr platt und stets ohne Flimmerhaare. An gröberen Ästen und am Stamm geht dies Epithel in einschichtig-kubisches über.

Die Ontogenie der inneren Anurenkiemen hat Maurer bei Rana esculenta untersucht. Nach ihm erheben sich auf der Lateralfläche der Kiemenbögen eine vordere und hintere Reihe von Kiemenknötchen schon sehr frühzeitig. Aber nicht immer halten

sich die Knötchen genau an die beiden Kanten der Lateralfläche in ihrem Auftreten, sondern rücken wohl auch gegeneinander vor, „so daß sie sich auf der Mitte der konvexen Oberfläche des Bogens, die vom Ektoderm überzogen ist, treffen".

Nach EKMANS Darstellung, auf der Untersuchung mehrerer Anuren beruhend, entwickeln sich an den Kiemenbögen 3, 4 und 5 die Anlagen innerer Kiemen in Form „von einer Reihe kleiner Zapfen" genau auf der Mitte der Lateralfläche, „teilen sich aber sehr bald, und es entstehen zwei Reihen solcher Zapfen. Sie liegen aber ganz dicht nebeneinander". Nur Bombinator verhält sich etwas anders, indem hier der mitten auf der Lateralfläche angelegten ersten Reihe erst nach einer ganzen Weile die Anlage einer kaudalen Reihe an ihrer Basis folgt. Daß EKMANS Fig. 20 die orale Kiemenreihe über der Mitte der lateralen Kiemenbogenfläche zeigte, kann man nicht behaupten. Es erinnert vielmehr seine Figur ganz an die Anlagen von inneren Ganoiden-, Dipnoer- oder Knochenfischkiemen. Denken wir uns die beiden Knötchenreihen sehr dicht zusammengerückt, dann ist EKMANS Befund von dem MAURERS nicht verschieden. Die biseriale Anlage der inneren Kiemen auf der lateralen Kiemenbogenoberfläche verdient morphologisch besondere Beachtung. Die komplette spezielle Homologie aller inneren Anurenkiemen kann nicht fraglich sein. Auch hier wieder ist die Lateralfläche der Kiemenbögen der Mutterboden der Kiemenbildung.

GREIL hat auch für die inneren Anurenkiemen behauptet, daß ihre Bildung vom Entoderm aus erfolge. Schon MAURER hat diese Möglichkeit erwogen. Er gibt an, daß Vorder- und Hinterfläche der Kiemenbögen von Entoderm, nur die Lateralfläche von Ektoderm überzogen seien. Gerade an der Ento-Ektodermgrenze aber wurden die zwei Kiemenknötchenreihen anangelegt. Da MAURER aber diese Knötchenreihen öfter mehr auf der Kiemenbogenmitte antraf, glaubte er, daß die Wahrscheinlichkeit ihrer ektodermalen Genese die größere sei. EKMAN gibt GREIL zu, daß Entodermunterschiebungen auf der Lateralfläche des Kiemenbogens vorkämen und Entoderm wohl auch in die Kiemenknötchen hineingelangen möchte, hat aber nur bei HYLA in letzteren einzelne Entodermzellen sicher beobachtet. Von einer Verdrängung der ektodermalen Sinneschicht hat aber EKMAN nirgends das Geringste gefunden.

Ergebnisse.

Unsere Untersuchung hat zunächst sieben Arten von Kiemen bei Wirbeltieren nachgewiesen (wir sehen vorerst einmal von den Cyklostomen ab). Es ergab sich, daß alle sieben Derivate der lateralen Oberfläche der Kiemenbögen darstellen und damit letzten Endes Abkömmlinge des Integumentes sind.

Ungleich im einzelnen war der Aufbau der sieben Kiemenarten, vor allem bestand da ein erheblicher Unterschied zwischen den sekundären Kiemenblättchen der Cyklostomen-, Fisch- und Dipnoerkiemen einerseits mit ihrem eigentümlichen Kapillarapparat, umwandet von Pilasterzellen, und allen anderen Kiemen niederer Wirbeltiere andererseits. Jedoch finden wir überall die Epidermis auf eine, höchstens einmal auf zwei Zellagen erniedrigt und stets den respiratorischen Gefäßapparat in charakteristischer Lage in oberflächlicher Schicht des Coriums, womit eine gemeinsame Differenzierungsrichtung sich verrät. Wenn daher GEGENBAUR sagt: „Spezielle Homologie im engeren Sinne bezeichnet das Verhältnis zwischen zwei Organen gleicher Abstammung, die somit aus der gleichen Anlage hervorgegangen, gleiches morphologisches Verhalten darbieten,“ dann würden nach dieser Definition alle Wirbeltierkiemenarten als „speziell homologe“ Gebilde aufzufassen sein.

Beanstandungen der GEGENBAURschen Auffassung der Homologie mögen es rechtfertigen, wenn ich auf den Homologiebegriff selbst zunächst kurz eingehe.

Der Begriff der Homologie ist so alt wie der des Typus. Untrennbar scheinen beide im Geiste eines GOETHE vereint. Die durch CUVIER eröffnete Einsicht in das Wesen der anatomischen Tiertypen, die durch v. BAER vertiefte Erkenntnis, daß allen Typen auch eine eigengesetzliche — „typische“ — Entwicklung zukomme, haben dem Homologiebegriff Heimatsrecht in der vergleichenden Anatomie gegeben.

Die Typen mußten als Zeichen der Gesetzmäßigkeit in der Fülle der organischen Formen empfunden werden. Und woran erkannte man die Typen? An der gleichartigen Lage, Verbindung und Herkunft der Organe ihnen zugehöriger Tierformen. Und doch gab es innerhalb der Typen noch eine ganz ungeheure Mannigfaltigkeit der Formzustände. Aber auch ihr Beherrschtsein von großen Bildungsgesetzen war klar geworden durch Erfahrungen der CUVIERschen Zeit. Die Kriterien des Typus zeigten auch an Organen und Organteilen im Kleinen und Kleinsten

Formengruppen, so sehr auch die Mannigfaltigkeit das Gemeinsame anfangs zu erdrücken scheinen mochte. Diese Formengruppen waren der Ausdruck weiterer Bildungsgesetze. Was hier zu Gruppen verband, bezeichnete man als Homologie. So entstammt der Homologiebegriff der vergleichenden Erfahrung, mit der er auch seine weitere Ausgestaltung empfing.

Man lernte immer mehr Formen kennen und sah dann, daß anatomisch gleichartige Zustände auch einmal verschiedener Herkunft sein können. Solche Konvergenzbildungen hat FÜRBRINGER als Homomorphieen bezeichnet.

Mit gleicher Lage und Verbindung und ähnlichem Bau gesellte sich erfahrungsgemäß die gleiche Abkunft zweier verglichener Organe, wenn sie Tieren entstammten, die nach der Systematik ebenfalls zusammen gehörten. Die Systematik aber strebte immer mehr eine Verbreiterung ihrer Fundierung in allseitiger Organuntersuchung an. Damit entsprachen ihre Unterrubriken im wachsenden Maße Kreisen voneinander phyletisch nahestehenden Formen im Sinne der Deszendenztheorie, so daß GEGENBAUR auf Grund der vergleichenden Erfahrung Homologie als das Verhältnis zweier Organe gleicher Abstammung, wie oben erwähnt, bezeichnete. Damit war die Phylogenie als Kriterium des Homologienachweises herangezogen. Und GEGENBAUR verlangte nachdrücklich, daß genau auf die verwandtschaftlichen Verhältnisse der Tiere zu achten sei.

SPEMANN hat auf das Wandelbare unserer phyletischen Vorstellungen hingewiesen, das der vergleichenden Anatomie immer einen hypothetischen Charakter lassen müsse. Das hat niemand klarer wohl erkannt als GEGENBAUR selbst, denn er betont, daß in der Homologie und ihren verschiedenen Formen „nur der Ausdruck der vergleichenden Erfahrung" zu suchen sei. Um das Hypothetische kommen wir gewiß niemals herum. Es wird vielmehr unsere Aufgabe die sein, zu prüfen, ob unsere augenblickliche Erfahrung die GEGENBAURsche Fassung des Homologiebegriffes duldet oder nicht. Wenn nicht, haben wir den Homologiebegriff entsprechend umzubauen, daß er Gesetzmäßiges umspannt, Ungleichartiges ausschließt.

SPEMANN meint, die kausal-analytische Betrachtungsweise der Formen müsse GEGENBAURS Homologiebegriff ablehnen. Wenn WOLFF aus dem Auge von Triton die Linse operativ entfernte, sah er vom oberen Irisrande aus dem hinteren Irisepithel, nicht

aber von der äußeren Haut über dem Augenbecher, eine neue Linse regenerieren. Diese hatte den typischen Bau der normalen Linse. Auch ist nachgewiesen, daß ein normales Linsenbläschen bei jungen Anurenembryonen und eine normal gebaute Linse entsteht, wenn man vor Auftauchen der echten Linsenanlage an die betreffende Stelle, statt des vorhandenen, ortsfremdes Ektoderm überträgt.

Spemann glaubt, das Linsenregenerat des Wassersalamanders oder die Linse der operierten Anurenlarve könne auf Grund der Homomorphie einen Anhänger des Gegenbaurschen Homologiebegriffs versuchen, die Homomorphie als Homologie zu beurteilen.

Ferner meint Spemann, es habe wohl keinen Sinn, die normale Linse eines Anurs und eine bei ihm experimentell aus ortsfremdem Ektoderm erzeugte als homomorph zu bezeichnen, denn „angenommen, daß auch die normale Linse ganz unter dem Einfluß des Augenbechers entsteht, so sind vor Einsetzen dieses Einflusses auch die normalen Linsenbildungszellen nicht von den übrigen indifferenten Epidermiszellen verschieden und der Vorgang ist entwicklungsphysiologisch genau derselbe bei der normalen Entwicklung und im Falle des Experimentes.“ In diesem Schlußsatz liegt der Schlüssel für das Verständnis der Spemannschen Kritik.

Homomorphieen werden gewiß je nach dem Grade der Vollkommenheit ihrer anatomischen Übereinkunft auch entwicklungsphysiologisch manche parallele Vorgänge darbieten, ist es doch die Lebensweise, derem formgestaltenden Einfluß wir die Entstehung der Homomorphieen zuschreiben. Entwicklungsphysiologisch-gleiche Vorgänge gestatten aber doch wohl nur physiologische Einblicke, die dem vergleichenden Anatomen für die ihm gewiesenen besonderen Aufgaben bescheidenen Nutzen stiften. Er wird vorerst besten Falls durch sie in die Lage versetzt, eine Homomorphie besser zu begreifen.

Danach geht aber nicht das Hauptstreben des Morphologen. Es zielt ab auf das Verstehen der Homologieen, zu denen die Homomorphie nur einen Problemanteil stellt. Der zweite, unstreitig wichtigste Problemanteil der Homologiefrage ist sozusagen ein geometrischer.

Wie der Typusbegriff im wesentlichen ein geometrischer war und blieb — bezeichnete doch Carl Ernst v. Baer den Typus geradezu als „das Lagerungsverhältnis der organischen Ele-

mente und der Organe" — so liegt das Entscheidende im Homologiebegriff darin, daß die von ihm umfaßten homomorphen Bildungen in der Ontogenese von geometrisch einander korrespondierenden Ausgangspunkten Ursprung nehmen. Beim Vergleich der ontogenetischen Ausgangsstadien zweier homologer Gebilde aber beziehen wir beide auf das uns vorschwebende „typische" abstrakte Urbild des Tiertypus selbst oder auf das irgendeiner seiner anatomischen Untergruppen, zu der die zu vergleichenden Tiere in Beziehung stehen. Denn in der Ontogenese veranlaßt Cenogenese ja gelegentlich Entwicklungswege, die das „typische" der Formenentwicklung eine Zeit lang verdecken können. Die Geschichte der Morphologie kennt Beispiele genug, in denen cenogenetische Störungen der „typischen" Entwicklung aufs klarste nachgewiesen wurden. Die palingenetischen fraglichen Zustände dann zu erschließen, bleibt, wie GEGENBAUR so eindringlich immer betont hat, behutsamster Benutzung aller übrigen Quellen der Vergleichung vorbehalten, wird aber bei der ungleichen empirischen Basis oft erst auf längerem Wege gelingen können.

Wir definieren also: „homolog sind homomorphe Bildungen innerhalb eines Tiertypus, die ontogenetisch aus korrespondierenden Anlagen der abstrakten Urgestalt dieses Typus oder irgend einer seiner anatomisch-systematischen Untergruppen hervorgehen". Wenn ich damit den Wortlaut der GEGENBAURschen Homologiedefinition ändere, so tue ichs im Bewußtsein voller Harmonie mit den Grundauffassungen dieses Meisters. Man hat sich daran gestoßen, daß GEGENBAUR Organe gleicher Abstammung als homolog bezeichnete, weil man glaubte, die weiße Weste eigener angeblicher Exaktheit nicht mit Rekonstruktionen der zunächst einmal doch nur erträumten Phylogenie beschmutzen zu dürfen. Gewiß, die oben auch von mir benutzten Termini: „Cenogenese", „Palingenese", „gleiche Abstammung" entstammen dem Hypothesengebäude der Deszendenztheorie, doch man vergesse ja nicht, daß hinter jenen Terminis wissenschaftliche Erfahrungen stehen, die ihren soliden Urgrund in der auf breiter empirischer Basis aufgebauten Typenlehre CUVIERS und in CARL ERNST V. BAERS Erkenntnis der typischen Entwicklung haben. Mit anderen Worten, GEGENBAURS Homologiebegriff steht und fällt nicht mit deszendenztheoretischen Vorstellungen bestimmter Art — die freilich immerhin einigen Halt haben dürften — wenn auch der Wortlaut seiner Definition diesen Eindruck bei flüchtiger Betrachtung erwecken mag. Ich

bin gewiß, Homologieen meiner Definition würden praktisch auch stets solche im Sinne der GEGENBAURschen sein.

Um aber die Bedeutung des Homologiebegriffes für die vergleichende Anatomie noch mehr ins rechte Licht zu setzen, bitte ich zu bedenken, was z. B. einem Morphologen die Homologie der Wirbeltierkiemen besagt. Sie sagt ihm: alle Kiemen der Wirbeltiere, unbeschadet ihrer Einzelausbildung, sind Abkömmlinge lateraler Kiemenbogenoberflächen. Er betrachtet die sieben Kiemenarten der Wirbeltiere fortan als ebensoviele „morphologische Funktionen" lateraler Kiemenbogenoberflächen, wie etwa der Mathematiker den sin. und cos. a als Funktionen von a ansieht. Ist der Morphologe nebenbei Deszendenztheoretiker, so führt ihn diese Erkenntnis wohl zur Vorstellung, daß der in den einzelnen Wirbeltiergruppen in sieben verschiedenen Formen zur Zeit auftauchende respiratorische Grundcharakter der Lateralfläche — das a des Morphologen — durch unendlich lange phyletische Generationen fortvererbt wurde, und die Erhaltung eines uralten Attributes der Provertebratenzeit vorstellt. Zu verschiedenen Zeiten und in verschiedenen Ästen des Wirbeltierstammes werden an dieses Attribut Reize der Umwelt herangetreten sein, die seine physiologische Leistung dank der elementaren Eigenschaft alles Lebendigen, auf Reize in bestimmter Form zu reagieren, modifizierten, „anpaßten" und damit zu anatomischen Veränderungen der Lateralfläche führten. Das a, also der Grundcharakter der lateralen Kiemenbogenoberfläche, wird von jenem Morphologen als das Moment angesehen werden, das wesentlich dazu beiträgt, daß trotz der anatomischen Transmutation zu verschiedenen Zeiten und an verschiedenen Ästen des Wirbeltierstammes Homomorphie alle Kiemenbildung der Wirbeltiere umfaßt, wozu allerdings zu einem Teil die gemeinsame respiratorische Weiterfunktion aller Kiemen beigesteuert haben wird.

Die sieben „morphologischen Funktionen" werden in seiner Vorstellung *ihren Ursprung* letzten Endes ihrer phyletischen Entstehungszeit, *ihren Modus* den speziellen Reizen der damaligen Umwelt und der weiteren Phylogenie verdanken.

So führt die Homologiefrage den Morphologen in die großen Probleme der Entstehung und Entwicklung der organischen Formen mitten hinein. Nicht einige wenige Formmerkmale umspannend, wie die Homomorphie, *läßt die Homologie vielmehr große Reihen organischer Bildungen als beherrscht von* **einer** *fundamentalen Gesetzmäßigkeit hervortreten.*

In den Lagegesetzen des Typus und der Homologie sehe ich unentbehrliche Bausteine jeder generellen Morphologie des Organischen!

Angesichts dieser Verhältnisse hat es trotz Spemann gewiß Sinn, wenn man die aus dem Irisrand (Uvea!) des Wassersalamanders regenerierte Linse, wenn man die aus ortsfremden Ektoderm gezüchtete Anurenlinse lediglich als homomorphe Bildungen zum Normalen bezeichnet. Das im Wesentlichen physiologische Problem der Homomorphie wird damit ins richtige Licht gerückt und das Ungleiche der Genese deutlich betont. Daß in den zitierten Beispielen gerade die fundamentale Bedeutung der Keimblätterlehre hervorleuchten dürfte, halte ich morphologisch für das Bedeutsamste. Gewiß wird letzten Endes gerade in den genannten Beispielen die Homomorphie zur Homologie in gewissen Beziehungen stehen, aber in diesen Beispielen eine Notwendigkeit zu finden, den eminent wichtigen und klar umrissenen Homologiebegriff zu ändern, vermag ich nicht.

Spemann kann aus dem vermeintlichen Dilemma des Homologiebegriffs charakteristischerweise der Morphologie keinen Ausweg zeigen. Ihm kommt es auf das entwicklungsphysiologisch Gleiche an, der Morphologie auf das morphologisch Gleiche. Klar tritt da eine tiefe Kluft der Anschauungen hervor. Aber sie liegt nicht im Problem begründet, sondern im Wesen des Forschers. Der Homologiebegriff ist eminent morphologisch und so wird er seine Ausgestaltung nur aus rein morphologischer Denkweise erhalten können. Bedarf er heute einer Neufassung? Ich glaube, nicht.

Wenden wir nunmehr unser Augenmerk der Homologie der Wirbelterkiemen im besonderen zu.

Unsere sieben Kiemenkategorieen zeigen folgende grundlegenden morphologischen Eigentümlichkeiten.

1. Nur Amphioxus atmet mit den ganzen lateralen Kiemenbogenoberflächen, nur er mit glatten Oberflächen. Aber ihre geringen Dimensionen werden ontogenetisch frühzeitig wesentlich ausgeglichen, dadurch, daß nach vorn und hinten von ihnen Synaptikel aussprossen und die Lateralfläche der Zungenfortsätze den Atmungsbezirk vergrößert.

2. Alle Cranioten atmen mit Teilen der lateralen Kiemenbogenoberflächen. Diese buckeln sich in der Ontogenie zunächst knötchenartig vor und erfahren dann eine komplizierte Umgestaltung ihrer Oberfläche, die ihren Bereich sehr bedeutend erweitert

Die Art und Weise, in dem eine laterale Kiemenbogenoberfläche bei Cranioten Kiemen entstehen läßt, wird von auffallenden Gesetzen beherrscht:

a) Die erste Kiemenanlage **aller inneren Kiemen** (der Fische, Dipnoer und Anuren) erfolgt in Gestalt einer ganzen Anzahl von kleinen Kiemenknötchen, die in zwei dorsoventral verlaufenden Reihen, einer hinteren und einer vorderen auftreten.

b) Die erste Kiemenanlage **aller äußeren Kiemen** geht auf jedem Kiemenbogen aus nur einem einzigen Knötchen auf der Mitte der Lateralfläche hervor.

Für Gruppe a) wie b) gilt das Gesetz, daß nicht die Knötchenanlage selbst direkt zur inneren und äußeren Kieme (respiratorische Kieme) wird. Überall läßt die größer werdende Knötchenanlage vielmehr erst neue Sonderungen entstehen, und diese werden dann zur atmenden Kieme. Die spezielle Art der Sonderung aus der Kiemenknötchenanlage folgt wieder verschiedenen Gesetzen:

a 1. So treibt das distale Ende der primären Kiemenblätter bei Selachiern und einigen Teleosteern die atmenden Fadenkiemen der Embryonalzeit.

a 2. Die Anlage der sekundären Kiemenblättchen erfolgt dagegen überall durch Faltenbildung auf der dorsalen und ventralen Fläche der primären Kiemenblätter.

a 3. Eigenen Gesetzen scheint die bäumchenartige Fiederbildung am Stamm der inneren Anurenkiemen zu unterliegen.

b 4. Die erste Anlage aller Fiedern am Stamm äußerer Kiemen geht von der ursprünglichen Ventralfläche dieses Stammes aus. Bei Anuren entsteht eine Fiederreihe. Bei allen anderen (zweilungigen Dipnoern, Crossopterygiern, Gymnophionen, Urodelen) erscheinen zunächst zwei Reihen, zu denen gegebenen Falles später noch weitere treten können. Eigenartigerweise wird überall die ursprüngliche Ventralfläche des Kiemenstammes bald zur medial-hinteren. Wo dann zwei Fiederreihen auftauchen, trifft man die eine auf die dorsale, die zweite auf die ventrale Kante dieser Fläche gerückt. Eventuell neu auftauchende Fiederreihen treten zwischen diesen zwei primären Reihen hervor. Nur ausnahmsweise kann nach Besetzung der ganzen ehemals ventralen Kiemenstammfläche noch ein mehrminder großes Stück der ehemals vorderen und hinteren (Necturus) oder gar der ehemals dorsalen (Siren s. bei Clemens) Fläche Fiedern treiben. — Diesem Verhalten schließen sich die respiratorischen Fäden auf der nach-

mals medialen Fläche der hinteren Extremitäten männlicher Lepidosiren auffallend an.

Die mikroskopisch-anatomische Ausbildung der Kiemen endlich erfolgt zwar, wie wir sahen, in allgemein gleicher Richtung, läßt aber mindestens den Typus der inneren Cyklostomen-, Fisch- und Dipnoerkiemen scharf von dem aller anderen abgrenzen.

So sehen wir verschiedene Gesetze die Formenbildung der Kiemen beherrschen. Eine Verschiedenartigkeit, die in der Phylogenie der Wirbeltiere sicherlich ihren Ursprung hat.

Wollen wir nun das Homologieverhältnis der einzelnen sieben Kiemenarten zu einander klären und richten wir unsern Blick auf GEGENBAURS bekannte Homologiedefinitionen (Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, Bd. I, S. 24), dann müssen wir uns überzeugen, daß unser Fall in sein Schema nicht zu bringen ist. Da dies GEGENBAURsche Schema nach Mahnung seines weitblickenden Schöpfers „nur der Ausdruck der vergleichenden Erfahrung" ist, ergibt sich die Aufgabe, den Homologiebegriff entsprechend unserer Erfahrung auszubauen.

Und da möchte ich in Vorschlag bringen, den Begriff der „allgemeinen Homologie" — als der Homologie der Symmetrie = Homotypie und der Metamerie = Homodynamie als von Homologieformen, **die am selben Objekt hervortreten** — zu ersetzen durch den einer „**Promorphologischen Homologie**". Er hätte alle Homologie der Wirbeltier- usw. Promorphe im Sinne HAECKELS (Generelle Morphologie 1866, Bd. I) zu umfassen. Indem die Ursachen dieser Homologieform wohl in der Vorzeit des Wirbeltierstammes allein aufgefunden werden können, tritt sie in Gegensatz zu GEGENBAURS „spezieller Homologie", die ich als „**morphologische**" bezeichnen möchte. Ihre Ergründung wird der fortschreitenden Erkenntnis aller morphologischen Disziplinen leichter zugänglich sein.

Die „**morphologische Homologie**", **feststellbar nicht am selben, sondern nur an verschiedenen Objekten**, kann in der Quantität und Qualität verschieden sein. Unter der quantitativen morphologischen Homologie verstehe ich GEGENBAURS „komplette", sowie „inkomplette" mit den drei Unterformen der letzteren: der „augmentativen", der „defektiven" und der „imitatorischen".

Besonderen Wert legen möchte ich auf die qualitative morphologische Homologie.

Diese Qualität erhält die Homologie durch die gleiche ontogenetische Abkunft = Homogenese (im Sinne der Aus-

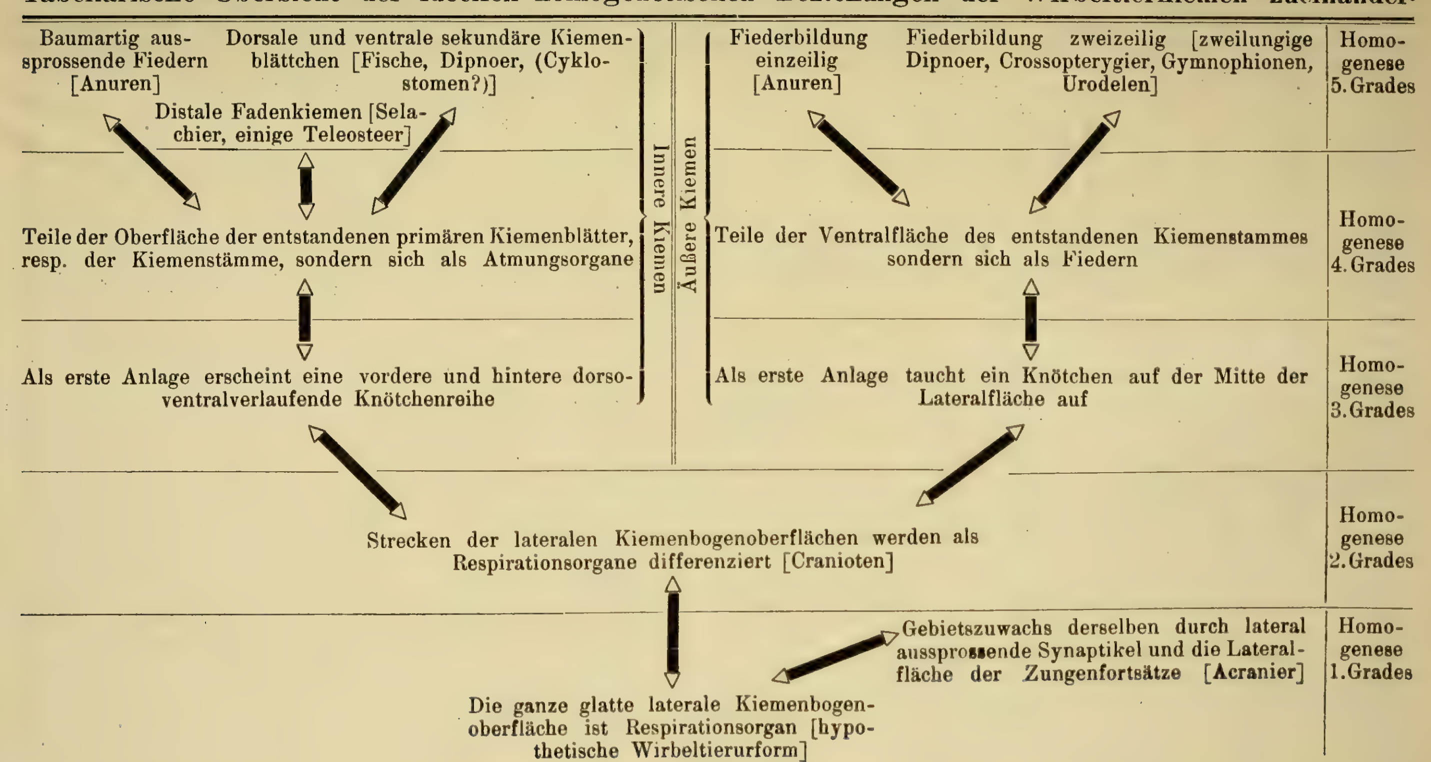
führung von S. 130), sowie durch das gleiche morphologische Verhalten = Homomorphie. Beide Qualitäten erweisen sich als nicht unveränderlich.

Sicherlich mußten phylogenetisch einst alle inneren und äußeren Kiemen aus Fadenkiemen ihren Ursprung nehmen, wie noch heute in der Ontogenie. Demgemäß stehen doch offenbar z. B. die heutigen inneren Kiemen (sekundäre Kiemenblättchen) in einem ausdrückbaren Homologieverhältnis zu ihren phyletischen Vorfahren vom Typ der Fadenkiemen. Dies Verhältnis der Mutter zum Kind möchte ich zum Ausdruck bringen dadurch, daß ich die morphologische Qualität der Homogenese abstufe in eine solche, die lediglich den gemeinsamen Ausgangspunkt der homologen Gebilde bezeichnet (Homogenese ersten Grades) und in solche morphologisch-homologe Qualität, die zum gemeinsamen Ursprungspunkt noch ein Stück syndromaler Weiterentwicklung kommen läßt (Homogenese II.—x. Grades).

Fadenkiemen und fertige innere Kiemen würden eine solche gestufte Homogenese besitzen, da die sekundären Kiemenblättchen erst nach Durchlaufen eines Fadenkiemenstadiums gebildet werden konnten. Bei anderen Organen kann die Homogenese viel hochgradiger sein. Homologisiere ich z. B. die Leber einer Katze mit der des Menschen, so haben beide Lebern nicht nur denselben Ursprungsort an der Ventralfläche des Rumpfdarms gleich hinter seinem Anfang (Homogenese I. Grades), sondern auch dasselbe Stadium des Lebersackes von Amphioxus (Homogenese II. Grades), dasselbe Stadium der verzweigten, schlauchförmigen Ammocoetesleber (Homogenese III. Grades), dasselbe Stadium der plexiformtubulösen Leber niederer Gnathostomen (Homogenese IV. Grades) und endlich dasselbe Stadium der Läppchenleber mit den Leberbälkchen höherer Säugetiere (Homogenese V. Grades) gemeinsam. Je höhere Grade die Homogenese aufweist, um so besser gesichert ist die Homologie.

Wir können uns leicht die homogenetischen Beziehungen aller Wirbeltierkiemen klar machen an einem Schema, vgl. S. 136. Die Lage der gemeinsamen Gabelung des Stammbaumes bezeichnet den Grad der Homogenese der verglichenen Kiemenarten. Man sieht z. B.: Die Kiemen des Amphioxus und die inneren Fischkiemen hängen nur durch eine Homogenese I. Grades miteinander zusammen, alle Craniotenkiemen unter sich durch eine Homogenese II. Grades, innere Fisch- und Froschkiemen durch eine solche IV. Grades, äußere Anuren- und Urodelen-

Tabellarische Übersicht der ideellen homogenetischen Beziehungen der Wirbeltierkiemen zueinander.



kiemen ebenso, äußere und innere Anurenkiemen nur durch eine solche II. Grades usw.

Unser Schema drückt entsprechend unserer Definition der Homogenese zunächst abstrakte formale Beziehungen aus, aber keine phylogenetischen. Wie weit letztere vorliegen, kann meiner Ansicht nach nur eine gründliche Studie nachzuweisen suchen, die auf Grund umfassendster Neuprüfung aller uns heute zu Gebote stehenden Instanzen die phylogenetischen Beziehungen der Anamnier zu einander besser klar gestellt hat, als das bisher auf Grund der Verwertung relativ weniger Organe und Organsysteme möglich war. Die Homologieprüfung eines Organsystems gleicht einer Lotung im unbekannten Meere. Wie die Summe zahlreicher Lotungen erst über die Morphologie des Meeresgrundes Auskunft geben kann, so erst die Fülle der Homologieforschung zahlreicher Systeme über jenen historischen Urgrund, der sich zur Mitwelt der Wirbeltiere umgeformt haben wird.

Die zweite morphologische Qualität ist die des „anatomisch-gleichen Verhaltens“ (Homomorphie). Auch sie kann gestuft sein. Manchmal gibt sie sich als glatte anatomische Übereinkunft. Das ist z. B. zwischen den sekundären Kiemenblättern der inneren Kiemen bei Cyklostomen, allen Fischen und Dipnoern der Fall. Das andere Mal ist dagegen eine wesentliche Annäherung im anatomischen Befund festzustellen, aber keine volle Übereinkunft. Das ist der Fall z. B. zwischen Fadenkiemen mit unverästelter Gefäßschlinge und normalen Gefäßwänden und den sekundären Kiemenblättchen innerer Kiemen mit dem Kapillarnetz, umwandet von Pilasterzellen. Solche Annäherung im anatomischen Bau kann nicht als dem Wesen der Homologie fremd abgelehnt werden.

Denn, wenn auch wenigstens bei Knochenfischen die Ontogenie der sekundären Kiemenblättchen uns die Entstehung ihres eigenartigen Gefäßnetzes aus einer einfachen Kapillarschlinge der Fadenkiemen nicht mehr vorführt (vgl. S. 96), so kann jenes Gefäßnetz doch phylogenetisch aus einer anderen Bildung gar nicht entstanden sein, da ohne jeden Zweifel die einfach umwandeten Gefäße älter sind als der Gefäßapparat, den wir in den sekundären Kiemenblättchen vorfinden. Jene Ontogenie kann also nur verkürzt den stammesgeschichtlichen Vorgang darbieten. Wenn aber die morphologische Zusammengehörigkeit der Fadenkiemen, oder richtiger ihres Typus, und der inneren Kiemen als sicher anzusehen ist, dann liefert die Anatomie der inneren Anuren-

kiemen und die Anatomie der äußeren Dipnoer- und Crossopterygierkiemen, sowie die der Amphibienkiemen auch keinen Punkt, der ihre morphologische Abtrennung von den inneren Kiemen rechtfertigen könnte.

Es muß also die gestufte Qualität der „Homomorphie“ als dem Wesen der morphologischen Homologie nicht fremd, wohl zugestanden werden. Ob die Nichtübereinkunft hier phylogenetisch weiteren Abstand andeutet als die Übereinkunft, ist wohl mindestens zweifelhaft, da Anlaß zur Annahme besteht, daß die einst respirierenden primären Fischkiemenblätter vom Typ der Fadenkiemen waren. Ihre Kinder sind sozusagen die sekundären Kiemenblättchen auf ihrer Dorsal- und Ventralfläche mit ihrem viel komplizierteren Aufbau. Andererseits werden primäre Kiemenblätter der Ontogenie oder ebenso Fadenkiemen, von gleichem Bau mit den äußeren Kiemen, von letzteren trotzdem genetisch weit getrennt!

Die beiden Qualitäten der morphologischen Homologie können nun, wie man leicht einsehen wird, mit allen Quantitätsarten sich verbinden, so daß wir auf Grund unserer Kiemenuntersuchung den Homologiebegriff als wesentlich erweitert erkennen.

Wieweit die Kategorien der morphologischen Homologie der Kiemen phylogenetisch verschiedene Wege ausdrücken, kann nur phylogenetische Untersuchung des Kiemenproblems ergeben, die durch die Nachforschung nach der Homologie natürlich nicht ersetzt werden kann. Letztere hat ihr aber den Boden geebnet durch den Nachweis der Vergleichsberechtigung der Wirbeltierkiemen nicht nur, sondern auch durch objektive Klarstellung ihrer Differenzierungsrichtungen und Grade.

Aber unsere Homologiestudie hat uns auch auf einen Punkt geführt, der geeignet erscheint, neue Wege in benachbarte Gebiete der Morphologie zu suchen. Wir werden besonders zu prüfen haben die Stellung weiterer akzessorischer Kiemenorgane zur Grunderkenntnis, daß die Kiemen aller Wirbeltiere Derivate der lateralen Kiemenbogenoberflächen sind. Ja, wir werden das vielumstrittene Problem der Lungenphylogenie vom Standpunkt dieser Erkenntnis aus neu zu beleuchten suchen, desgleichen das der Herkunft der Schwimmblasen. Endlich werden wir den Blick noch weiter zurückwenden und uns die Frage vorlegen, wie kamen die Vertebraten dazu, ihre Hautatmung so an die Kiemenregion zu binden, wie wir das heute antreffen?

Literaturverzeichnis.

Einen sehr guten Nachweis der Kiemenliteratur bringt die unten zitierte Arbeit von CLEMENS. — Ich führe daher nur die über diese Zusammenstellung hinaus benutzten Arbeiten an.

1) BENHAM, B., The structure of the pharyngeal bars of Amphioxus. Quarterly Journal of Microscopical Science, Vol. XXXV.
2) BRAUER, A., Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte und der Anatomie der Gymnophionen. Zool. Jahrbücher Anatomie 1897, Bd. X.
3) BRAUS, H., Über die Entstehung der Kiemen, ein Beitrag zur Homologiefrage. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol. 1914, Bd. XVIII.
4) BREHM (ZUR STRASSEN), Tierleben, Bd. IV. Leipzig 1912.
5) BASHFORD, DEAN, Chimaeroid fishes and their development. Washington 1906.
6) BUDGETT, J. S., On the breeding habits of some West-Afrikan fishes, with an account at the external features in development of Protopterus annectens and a description of the Larva of Polypterus Lapradei. Transactions of the zoological Society of London 1903, Vol. XVI.
7) CLEMENS, P., Die äußeren Kiemen der Wirbeltiere. Anat. Hefte, 1. Abt., 1895, Bd. V.
8) DRÖSCHER, W., Beiträge zur Kenntnis der histologischen Struktur der Kiemen der Plagiostomen. Archiv f. Naturgesch., Bd. I. Berlin 1882.
9) EKMAN, G., Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung der Kiemenregion (Kiemenfäden und Kiemenspalten) einiger anurer Amphibien. Morphol. Jahrbuch 1913, Bd. XLVII.
10) FAUSSEK, V., Beiträge zur Histologie der Kiemen der Fische und Amphibien. Archiv f. mikr. Anat. 1902, Bd. LX.
11) GEGENBAUR, C., Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, Bd. I u. II, 1898—1901.
12) GOETTE, A., Über die Kiemen der Fische. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie 1901, Bd. LXIX.
13) GREIL, A., Über die Homologie der Anamnierkiemen. Anat. Anz. 1906, Bd. XXVIII.
14) Ders., Über die Entstehung der Kiemenderivate von Ceratodus Forsteri. Verhandl. d. anat. Gesellsch. 1906.
15) Ders., Entwicklungsgeschichte des Kopfes und des Blutgefäßsystems von Ceratodus Forsteri. Denkschr. d. med.-nat. Gesellsch. zu Jena 1913, Bd. IV.
16) KERR, J. G., The external features in the development of Lepidosiren paradoxa. Philos. Transactions of the Royal Society of London 1900, Serie B, Vol. 192.
17) KERR, J. G., The embryology of certain of the lower fishes, and its bearing upon Vertebratae Morphology. Procedings of the Royal Physik. Soc. Edinburg 1906, Bd. XVI.

18) Kupffer, C. von, Über die Entwicklung des Kiemenskelettes von Ammocoetes und die organogene Bestimmung des Exoderms. Verhandl. d. anat. Gesellsch. 1895.
19) Marcus, H., Beiträge zur Kenntnis der Gymnophionen, I. Archiv f. mikr. Anat. 1908, Bd. LXXI.
20) Meckel, J., System der vergleichenden Anatomie 1833, Bd. VI.
21) Moroff, Th., Über die Entwicklung der Kiemen der Knochenfische. Archiv f. mikr. Anat. 1902, Bd. LX.
22) Ders., Über die Entwicklung der Kiemen bei Fischen. Archiv f. mikr. Anat. 1904, Bd. LXIV.
23) Müller, F. W., Über die Entwicklung und morphologische Bedeutung der „Pseudobranchie“ und ihrer Umgebung bei Lepidosteus osseus. Archiv f. mikr. Anat. 1897, Bd. XLIX.
24) Oppel, A., Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere 1906, Bd. VI.
25) Schaffer, Jos., Zur Kenntnis des histologischen und anatomischen Baues von Ammocoetes. Anat. Anz. 1895, Bd. X.
26) Ders., Über das Epithel des Kiemendarmes von Ammocoetes nebst Bemerkungen über intraepitheliale Drüsen. Archiv f. mikr. Anat. 1895, Bd. XLV.
27) Schulze, F. E., Über die inneren Kiemen der Batrachierlarven, II. Mitteilung. Abhandl. d. kgl. preuß. Akad. d. Wissensch., Berlin 1892.
28) Semon, R., Vermeintliche „äußere“ Kiemen bei Ceratodusembryonen. Anat. Anz. 1895, Bd. X.
29) Spemann, H., Zur Geschichte und Kritik des Begriffs der Homologie. Die Kultur der Gegenwart 1915, Teil III, Abt. 4.

Tafelerklärung.

Tafel 6.

Fig. 1. Amphioxus. Entwicklung einer äußeren Kiemengangsöffnung in lateraler Aufsicht. Das hellgrau gezeichnete Integument ist durchsichtig gedacht, das Viszeralskelett dunkel gehalten. *A*, *B*, *C*, *D* bezeichnen aufeinander folgende Stadien. (Schematisch.)

Fig. 2. Amphioxus. Schematische Darstellung des Verlaufs der Kiemengefäße in lateraler Aufsicht auf den Kiemendarm. Zwei Kiemenbögen sind nach Abtrennung der Metapleuralfalte und Längsdurchschneidung des sogenannten Ligamentum denticulatum dargestellt. *a* Aorta dorsalis, *g* Geflecht im Ligamentum denticulatum, *l* Durchschnittsstelle des Ligamentum denticulatum inferius, *s* Synaptikel, *z* Zungenfortsatz, *b* Bulbillus der Kiemenbogenarterie. (Nach den Darstellungen von Spengel und Boveri kombiniert.

Fig. 3. Amphioxus. Schematischer vertikaler Längsschnitt: *a* eines Kiemenbogens, *b* eines Zungenfortsatzes. (Zur Ergänzung des Kreislaufschemas in Fig. 2.) *av* Aorta ventralis, *hyp.a* Hypobranchialrinnenarterien, *coel* Coelomkanal, *skg* Gefäß des Skelettstabes,

m mediales Kiemenbogengefäß, *h* Hauptgefäß, *g* Geflecht im Ligamentum denticulatum, *sg* Synaptikelgefäß, *ad* Aorta dorsalis.

Fig. 4. Petromyzon marinus. Stücke dreier primärer Kiemenblätter, besetzt mit alternierenden Reihen sekundärer Kiemenblättchen in Aufsicht auf eine Kiemengangswand. Typisches Bild für das Verhalten auch aller inneren Fischkiemen.

Fig. 5. Ceratodus Forsteri. Erstes ontogenetisches Auftreten der zwei dorsoventralen Reihen primärer Kiemenblätter: *a* nach Greils Modell eines Kiemenbogens; *b* Horizontalschnitt eines jungen Kiemenbogens. (Schematisch.)

Fig. 6. Acipenser. Erstes ontogenetisches Auftreten primärer Kiemenblätter im Horizontalschnitt. Am 2. und 3. Kiemenbogen sieht man je eine vordere und hintere Reihe. In rechter Figurseite ist die Verschlußmembran der Kiemengänge noch intakt. (Nach Goette.)

Fig. 7. Salmo salar. Ontogenetische Entwicklung eines Kiemenbogens in vier Stadien. Anfangsstufe oben, Endstufe unten. In letzterer erstes Auftreten sekundärer Kiemenblättchen. Links laterale, rechts mediale Kiemenbogenoberfläche. *h* hintere, *v* vordere Knötchenreihe (vgl. S. 99). (Zusammengestellt nach Goette.)

Fig. 8. Spinax niger. Kopfregion in lateraler Ansicht (Stadium L). Septumwulst auf der Mitte der lateralen Kiemenbogenoberfläche I, II und III deutlich. Hinter ihm tauchen auf der Lateralfläche des II. Kiemenbogens vier, auf derjenigen des III. Kiemenbogens ein Kiemenknötchen als erste Anlage der Hinterreihe primärer Kiemenblätter auf.

Fig. 9. Torpedo. Sechs Stadien der Kiemenbogenentwicklung. Oben frühestes, unten ältestes Stadium. Links laterale, rechts mediale Kiemenbogenoberfläche. *s* Septum, *v* vordere, *h* hintere Kiemenknötchenreihe, *kn* Viszeralknorpel. (Zusammengestellt nach Goette).

Fig. 10. Trygon pastinaca. Plakoidzähne auf dem freien Rand und der lateralen Spitze primärer Kiemenblätter nach zwei mikrophotographischen Aufnahmen.

Tafel 7.

Fig. 11. Orthagoriscus mola. Zähnchen auf dem stark verdickten äußeren und weniger verdickten inneren Rand eines primären Kiemenblattes. Zwischen beiden Rändern Reste sekundärer Kiemenblätter.

Fig. 12. Torpedo. Fadenkiemen *f* auf der Hinterfläche eines Kiemenbogens, zum Teil durch das durchsichtige Septum von vorne gesehen. (Nach Goette.)

Fig. 13. Chimaera Colliei. Spiralgedrehte Fadenkiemen. (Nach Bashford Dean.)

Fig. 14. a) Protopterus annectens. Erste knötchenförmige ontogenetische Anlage des Kiemenstammes äußerer Kiemen der Kiemenbögen III—VI auf dem Dorsalende der Lateralfläche.

b) Lepidosiren paradoxa. Biseriale Anlage der Fiedern äußerer Kiemen auf der erst lateralen, dann ventrokaudalen, danach mediokaudalen Kiemenstammfläche.

c) Lepidosiren paradoxa auf dem Höhepunkt der Kiemenentfaltung. Zwischen 1. und 2. Kieme die Anlage der Vorderextremität (a nach Budgett, b und c nach Kerr).

Fig. 15. Lepidosiren paradoxa. a) Mediale Hinterfläche einer Hinterextremität eines männlichen Tieres außerhalb der Brutzeit mit der Anlage respirierender Fäden, welche im größten Teil der Extremität zunächst in zwei Reihen stehen. b) Dieselbe Fläche bei beginnender Brutzeit. Die Fäden haben ihre größte Länge aber noch nicht erreicht. (Nach Kerr.)

Fig. 16. Petromyzon. Ontogenetische Entwicklung eines Kiemenbogens in sechs Horizontalschnitten. Der runde Querschnitt des Viszeralknorpels ist dunkel gehalten. (Vgl. S. 111—113 [1—3 nach v. Kupffer, 4—6 nach Goette].)

Fig. 17. Petromyzon. Schematische Darstellung der zwei Möglichkeiten der Verbreitung von Ektoderm (schwarz) und Entoderm (weiß) am Horizontalschnitt von vier Paar Kiemenbögen. Rechts 1., links 2. gedachter Fall. Frühestes Embryonalstadium hinten, ältestes vorn (vgl. S. 114).

Fig. 18 a—c. Hypogeophis rostratus. Erste ontogenetische Anlage des Kiemenstammes äußerer Kiemen auf der Lateralfläche der Kiemenbögen III und IV. a) Ventralansicht. b) Seitenansicht. c) Auftauchen der biserialen Fiederanlagen auf der zuerst lateralen, endlich aber mediokaudalen Kiemenstammfläche. (Nach A. Brauer.)

Fig. 19. Molge alpestris. Erste ontogenetische Anlage des Kiemenstammes der äußeren Kiemen auf der Lateralfläche des 3.—5. Kiemenbogens. Das Relief der Körperoberfläche wurde bei langsamem Drehen des Objektes in einseitigem Licht gezeichnet.

Die Zeichnungen zu Fig. 11 und 19 verdanke ich der kunstgeübten Hand des Herrn Giltsch-Jena, zu Fig. 8 der Liebenswürdigkeit von Fräulein K. Wallenstein-Köln.

Jahresbericht

der

Medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft

zu Jena

für das Jahr 1919 erstattet von

Friedrich Maurer.

I. Sitzungen.

Im Jahre 1919 fanden 9 Gesamtsitzungen mit 10 Vorträgen statt, außerdem hielt die Sektion für Heilkunde 1 Sitzung mit 2 Vorträgen und Demonstrationen ab.

A. Gesamtsitzungen.

1. Sitzung am 17. Januar.

Herr GROBER: Beobachtungen über das Tierleben der nordafrikanischen Schott-Oasen.

2. Sitzung am 7. Februar.

Herr HOLSTE: Über das Verbenalin, ein Uterustonikum (mit Projektionen).

3. Sitzung am 16. Mai.

Herr PAULI und GROBER: Über die biologische Wirkung der Kathodenstrahlen.

4. Sitzung am 30. Mai.

Herr PAUL HIRSCH: Untersuchungen über spezifische Niederschlagsbildung (mit Projektionen).

5. Sitzung am 20. Juni.

Herr STAHL: Über den Einfluß von Leuchtgas auf das Gedeihen der Pflanzen.

6. Sitzung am 4. Juli.

Herr v. SEIDLITZ: Die Grenze zwischen Ost- und Westalpen (mit Projektionen).

7. Sitzung am 18. Juli.

Herr SCHAXEL: Die Tastsinnesorgane der Spinnen.

8. Sitzung am 14. November.

1. Herr MAURER: Nachruf für ERNST HAECKEL.
2. Herr STÜBEL: Probleme der Muskelstarre und Muskelkontraktion.

9. Sitzung am 12. Dezember.

Herr DETMER: Nachruf für ERNST STAHL.

B. Sitzungen der Sektion für Heilkunde.

Sitzung am 30. Januar.

Herr BERGRR: Über Gehirnverletzungen. Mit Vorzeigung von Präparaten.

Herr GROBER: Zur Klinik der Lepra. Mit Demonstrationen.

II. Bibliothekarischer Bericht[1]).

Verzeichnis der im Jahre 1919 im Schriftenaustausch oder als Geschenk eingegangenen Veröffentlichungen:

	Ort:	Name der Gesellschaft oder Redaktion:	Schriften:
		Deutsches Reich.	
1)	Berlin	Balneologische Gesellschaft	Veröffentlichungen
2)	Berlin	Deutsche Chemische Gesellschaft	Zentralblatt.
3)	Berlin	Gesellschaft naturforsch. Freunde	Sitzungsberichte u. Archiv für Biontologie.
4)	Bonn	Naturhistor. Verein für preuß. Rheinlande und Westfalen	Verhandlungen u. Sitzungsberichte.
5)	Danzig	Naturforschende Gesellschaft	Schriften.
6)	Danzig	Westpreuß. botanisch-zoologischer Verein	Berichte.
7)	Elberfeld	Naturwissenschaftlicher Verein	Jahresberichte.
8)	Erlangen	Physikalisch-medizinische Sozietät	Sitzungsberichte.
9)	Frankfurt a.M.	Senckenberg. naturf. Gesellschaft	Abhandlungen u. Bericht.
10)	Freiburg i. B.	Naturforschende Gesellschaft	Berichte.
11)	Gießen	Redaktion	Zoolog. Jahrbücher.
12)	Halle a. S.	Kaiserl. Leopold.-Carol. Akademie der Naturforscher	Nova acta.
13)	Halle a. S.	Naturf. Gesellschaft	Abhandlungen.
14)	Hamburg	Naturwissenschaftlicher Verein	Abhandlungen u. Verhandlungen.
15)	Helgoland	Biologische Anstalt	Wissensch. Meeresuntersuchungen.
16)	Kiel	Wiss. Kommission zur Untersuch. der deutschen Meere	Wissensch. Meeresuntersuchungen.
17)	München	Akademie d. Wissensch., Math.-physik. Klasse	Abhandlungen, Sitzungsberichte u. Festreden.
18)	Münster	Westfälischer Provinzialverein für Wissenschaft und Kunst	Jahresberichte.
19)	Würzburg	Physikalisch-mediz. Gesellschaft	Sitzungsberichte u. Verhandlungen.
		Österreich-Ungarn.	
20)	Hermannstadt	Siebenbürgischer Verein für Naturwissenschaften	Verhandlungen u. Mitteilungen.

1) Anmerkung: Hier sind auch diejenigen Schriften angeführt, welche infolge des Krieges oder aus anderen Gründen nicht eingingen.

Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
21) Prag	Böhmische Gesellschaft der Wissenschaften	Sitzungsberichte u. Jahresberichte.
22) Prag	Wissenschaftliche Gesellschaft deutscher Ärzte in Böhmen	Verhandlungen.
23) Wien	Akad. der Wissenschaften, Math.-naturw. Klasse	Denkschriften, Sitzungsberichte, Almanach, Anzeiger u. Mitteilungen der Erdbebenkommission.
24) Wien	Geologische Reichsanstalt	Jahrbuch, Verhandlungen u. Abhandlungen.
25) Wien	Zoolog.-Botan. Gesellschaft	Verhandlungen u. Abhandlungen.
	Schweiz.	
26) Bern	Naturforschende Gesellschaft	Mitteilungen.
27) Bern	Schweizer. naturforschende Gesellschaft	Neue Denkschriften u. Verhandlungen.
28) Genf	Institut National Genevois	Bulletin.
29) Genf	Société de Physique et d'Histoire naturelle	Mémoires u. Compte rendu
30) Zürich	Redaktion	Morph. Jahrbuch
	Italien.	
31) Bologna	Accademia delle Scienze	Memorie u. Rendiconti.
32) Florenz	Società Botanica Italiana	Nuovo Giornale u. Bullettino.
33) Mailand	Società Italiana di Scienze Naturali	Atti u. Memorie.
34) Mailand	Società Lombarda di Scienze mediche e biologiche	Atti
35) Neapel	Accademia delle Scienze Fisiche e Matematiche	Atti u. Rendiconti.
36) Neapel	Zoologische Station	Mitteilungen.
37) Pisa	Società Toscana di Scienze Naturali	Atti.
38) Rom	Laboratorio di Anatomia normale	Ricerche.
39) Turin	Redaktion	Archivio per le Scienze Mediche.
40) Turin	Accademia delle Scienze	Memorie, Atti u. Osservazioni meteorologiche.
	Monaco.	
41) Monaco	Institut océanographique	Bulletin.

Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
	Frankreich.	
42) Caen	Société Linnéenne de Normandie	Bulletin u. Mémoires.
43) Marseille	Musée d'Histoire natur. (Zoologie)	Annales.
44) Marseille	Faculté des Sciences	Annales.
45) Paris	Musée d'Histoire naturelle	Nouvelles Archives u. Bulletin.
46) Paris	Société de Biologie	Comptes Rendus.
47) Paris	Société zoologique de France	Mémoires u. Bulletin.
48) Paris	Redaktion	Archives de Zoologie expérimentale.
49) Rennes	Faculté des Sciences	Travaux scientifiques de l'Université de Rennes.
	Belgien.	
50) Brüssel	Académie des Sciences, des Lettres et des Beaux Arts, Classe des sciences	Bulletin, Mémoires couronnés (8°) u. (4°) u. Annuaire.
51) Brüssel	Société entomologique	Annales.
52) Brüssel	Redaktion	Archives de Biologie.
53) Löwen	Redaktion	La Cellule.
	Holland.	
54) Amsterdam	Akademie van Wetenschapen, wis- en natuurkundige Afdeel.	Verhandelingen, Verslagen u. Jaarboek.
55) Haag	Naturk. Vereeniging Nederl. Indië	Tijdschrift.
56) Haarlem	Musée Teyler	Archives.
57) Leiden	Nederlandsche Dierkundige Vereeniging	Tijdschrift u. Aanwinsten v. de Bibliothek.
58) Leiden	Redaktion	Botan. Centralbl.
	Großbritannien.	
59) Cambridge	Philosophical Society	Transactions u. Proceedings.

Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
60) Edinburgh	Royal Society	Transactions u. Proceedings.
61) Edinburgh	R. Physical Society	Proceedings.
62) London	Linnean Society	Transactions, Journal u. Proceedings.
63) London	R. Microscopical Society	Journal.
64) London	Royal Society	Philosoph. Transactions, Proceedings u. Year Book.
65) London	Zoölogical Society	Transactions u. Proceedings.
66) London	Redaktion	Annals and Magazine of Natural History.
67) Oxford	Redaktion	Quarterly Journal of Microscopical Science.
	Dänemark.	
68) Kopenhagen	Danske Videnskab. Selskab	Skrifter u. Oversigt, Biol. Meddelelser, Math.-fys. Meddelelser.
	Norwegen.	
69) Christiania	Norske Medicinske Selskab	Forhandlinger u. Norsk Magazin.
70) Christiania	Videnskapsselskap	Forhandlinger u. Skrifter.
	Schweden.	
71) Stockholm	Redaktion	Nordiskt Medicinskt Arkiv.
72) Stockholm	Svenska Läkare-Sällskap	Hygiea u. Förhandlingar, Handlingar.
73) Stockholm	K. Svenska Vetenskapsakademie	Handlingar, Lefnadsteckningar, Arkiv för Botanik, för Kemi, Mineralogi, Geologi, för Mathematik, Astronomi, Fysik, för Zoologi, Årsbok.
74) Stockholm	Nobelinstitut	Meddelanden.
75) Upsala	Vetenskaps Societet	Nova Acta.
76) Upsala	Universität	Läkareförenings Förhandlingar u. Zoolog. Bidrag.

Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
	Rußland.	
77) Helsingfors	Finska Vetenskaps-Societet	Acta, Öfversigt, Bidrag till Kännedom af Finnlands Natur och Folk, Observations météorolog. u. Meteorologisches Jahrbuch.
78) Moskau	Société des Naturalistes	Bulletin u. Nouveaux Mémoires.
79) Petersburg	Comité géologique	Mémoires u. Bulletin.
80) Petersburg	Académie des Sciences	Bulletin.
81) Petersburg	Institut de Médecine expérimentale	Archives des Sciences biologiques.
	Rumänien.	
82) Bukarest	Academia Română	Bulletin.
83) Jassy	Société des Médecins et Naturalistes	Bulletins et Mémoires.
	Nordamerika.	
	I. Canada.	
84) Montreal	Royal Society of Canada	Proceedings and Transactions.
85) Ottawa	Geolog. and Nat. History Survey of Canada	Reports u. Bulletin Victoria Memorial Mus.
	II. Vereinigte Staaten.	
86) Baltimore	Johns Hopkins University	Circulars.
87) Baltimore	Redaktion	Journal of experimental Zoology.
88) Baltimore	National Academy of Sciences	Proceedings.
89) Beloit	American Microscopical Society	Transactions.
90) Boston	Society of Natural History	Memoirs, Proceedings u. Occasional Papers.
91) Brooklyn	Institute of Art and Sciences	Monographs.
92) Cambridge	Mus. of Comparative Zoölogy	Memoirs, Annual Report u. Bulletins.
93) Garrison (New York)	Redaktion	The American Naturalist.

Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
94) (Massachusetts)	Tufts College	Studies
95) New Haven	Connecticut Academy of Arts and Sciences	Transactions.
96) New Haven	Redaktion	The Americ. Journal of Science.
97) Philadelphia	Academy of Natural Sciences	Proceedings.
98) Washington	U. S. National Museum	Bulletins, Special Bulletins u. Proceedings.
99) Washington	Smithsonian Institution	Report.
100) Washington	U. S. Geological Survey	Bulletins, Annual Reports, List of Publications, Monographs, Mineral Resources, Water-Supply Papers u. Professional Papers.
101) Washington	Carnegie Institution	Publications.
102) Washington	The National Academy of Sciences	Proceedings.
	III. Mexico.	
103) Mexico	Secretaria de Industria, Commercio y Trabayo	Inst. Geol. Boletin.
	Südamerika.	
	I. Argentinien.	
104) Córdoba	Academia Nacional de Ciencias	Boletín.
	II. Brasilien.	
105) S. Paulo	Museu Paulista	Revista u. Notas preliminares.
106) Rio de Janeiro	Museu Nacional	Archivos.
	Australien.	
107) Melbourne	Royal Society of Victoria	Proceedings u. Transactions.
108) Sydney	Australian Museum	Records.
109) Sydney	Royal Society of New South Wales	Journal and Proceedings.
110) Sydney	Linnean Society of N. S. Wales	Proceedings.
	Japan.	
111) Tokyo	Medizinische Fakultät der Universität	Mitteilungen.
	Afrika.	
112) Pretoria	Transval Museum	Annals.

Von den Schriften der Gesellschaft erschienen im Jahre 1919: Jenaische Zeitschrift, Bd. 55, Heft 4 u. Bd. 56, Heft 1.

III. Kassenbericht,

erstattet vom II. Vorsitzenden W. v. SEIDLITZ.

Einnahmen:

Mitgliederbeiträge und Eintrittsgelder .	594 M.	— Pfg.
Abonnement der Jenaischen Zeitschrift .	12 „	— „
Jährlicher Beitrag der Regierungen . .	1800 „	— „
Von der Sektion für Heilkunde . . .	130 „	50 „
5 % Zinsen der Reichsanleihe (2000 M.)	100 „	— „
	2636 M.	50 Pfg.

Ausgaben:

Druckkosten und Versandkosten	1605 M.	60 Pfg.
Verwaltungskosten	553 „	42 „
	2159 M.	02 Pfg.

Vermögensbestand am 31. Dezember 1919:

Bar in der Kasse	64 M.	88 Pfg.
Beim Bankhaus Koch	298 „	60 „
Auf der Sparkasse	896 „	92 „
5 %ige deutsche Reichsanleihe	2000 „	— „
Anzahlung auf 1000 M. Prämienanleihe	200 „	— „
Zinsen 1919	41 „	— „
	3514 M.	40 Pfg.

Die Abrechnung wurde am 10. Dez. 1919 von Herrn THOMAE geprüft und richtig befunden.

IV. Vorstand, Tauschkommission, Mitglieder.

Den Vorstand der Gesellschaft bildeten im Jahre 1919:

Friedrich Maurer, I. Vorsitzender,
Ludwig Wolff, II. Vorsitzender und Kassenwart †,
Friedrich Maurer, Herausgeber der Zeitschrift,
Karl Brandis, Bibliothekar.

An Stelle des verstorbenen Ludwig Wolff wurde im Sommersemester 1919 Wilfried von Seidlitz zum II. Vorsitzenden und Kassenwart gewählt.

Die Tauschkommission bestand aus dem Vorstand und den Herren Wilhelm Detmer, Gustav Fischer, Ernst Stahl †, Paul Mayer.

Als neuer Vorstand für das Jahr 1920 wurden gewählt:

Carl Pulfrich, I. Vorsitzender,
Robert Rössle, II. Vorsitzender,
Wilfried von Seidlitz, Schriftführer und Kassenwart,
Friedrich Maurer, Herausgeber der Zeitschrift,
Alfred Noll, Bibliothekar,
in die Tauschkommission: Wilhelm Schneider.

Mitgliederverzeichnis für 1919.

Frühere Ehrenmitglieder waren:	Jahr der Ernennung
Karl Schimper († 1867)	1855
Dietrich Georg Kieser († 1862)	1857
Louis Soret († 1890)	1864
Albert von Bezold († 1868)	1866
Thomas Huxley († 1895)	1867
Carl Gegenbaur († 1903)	1873
Matthias Jakob Schleiden († 1881)	1878
Oskar Schmidt († 1886)	1878
Charles Darwin († 1882)	1878
Franz von Ried († 1895)	1892
Ottomar Domrich († 1907)	1892
Gustav Fischer († 1910)	1902

I. Ehrenmitglieder.

		Jahr der Ernennung
1)	Prof. Dr. Ludwig Radlkofer, Geh. Hofrat, München	1858
2)	Prof. Dr. Ernst Haeckel, Wirkl. Geheimrat, Exz., Jena †	1894
3)	Prof. Dr. Bernhard Sigismund Schultze, Wirkl. Geheimrat, Exz., Jena †	1897
4)	Prof. Dr. Ernst Stahl †	1918

II. Ordentliche Mitglieder im Jahre 1919.

			Jahr der Aufnahme
1)	Prof. Dr. Rudolf Abel, Geh. Obermedizinalrat	Jena	1915
2)	Prof. Dr. Hermann Ambronn	„	1899
3)	Prof. Dr. Felix Auerbach, Hofrat	„	1889
4)	Prof. Dr. Bruno Bauch	„	1914
5)	Dr. ing. Walter Bauersfeld	„	1911
6)	Prof. Dr. Hans Berger	„	1898
7)	Prof. Dr. Wilhelm Biedermann, Geh. Hofrat	„	1888
8)	Dr. med. Biedermann, Rudolstadt	„	1914
9)	Prof. Dr. Otto Binswanger, Geh. Rat	„	1882
10)	Dr. phil. K. Brandis, Bibliotheksdirektor, Geh. Hofrat	„	1904
11)	K. Brauckmann, Institutsdirektor	„	1900
12)	Prof. Dr. Wilh. Busse	„	1910
13)	Prof. Dr. Wilh. Detmer, Hofrat	„	1875
14)	Prof. Dr. Hugo Dinger	„	1905
15)	Dr. med. Heinr. Dirksen, Marine-Generalarzt a. D.	„	1910
16)	Dr. med. Wilh. Eckardt, Sanitätsrat	„	1914
17)	Prof. Dr. med. Eden	„	1917
18)	Prof. Dr. Wilh. Edler, Geh. Hofrat	„	1901
19)	Prof. Dr. Heinrich von Eggeling, Prosektor	„	1902
20)	Dr. med. Gustav Eichhorn, Sanitätsrat	„	1891
21)	Dr. phil. Otto Eppenstein	„	1906
22)	Dr. med. Heinrich Erggelet, Privatdozent	„	1915
23)	Dr. W. v. Fiebig, Rittmeister a. D.	„	1910
24)	Dr. Gustav Fischer, Verlagsbuchhändler	„	1907
25)	Oberarzt Dr. Friedel, Roda	„	1911
26)	Dr. med. Friedrich	„	1914
27)	Prof. Dr. Aug. Gärtner, Geh. Rat	„	1886
28)	Prof. Dr. Ernst Giese, Medizinalrat	„	1893
29)	Prof. Dr. Georg Götz, Geh. Rat	„	1889
30)	Dr. med. Karl Graf, prakt. Arzt	„	1898
31)	Rudolf Grimm, Direktor	„	1918
32)	Prof. Dr. Julius Grober	„	1912
33)	Max Grossmann, Dipl.-Ingenieur	„	1912
34)	Zahnarzt Martin Hahn	„	1911
35)	Prof. Dr. A. Hase	„	1911
36)	Dr. phil. M. Herschkowitsch	„	1901
37)	Prof. Dr. Gustav Hesse	„	1907

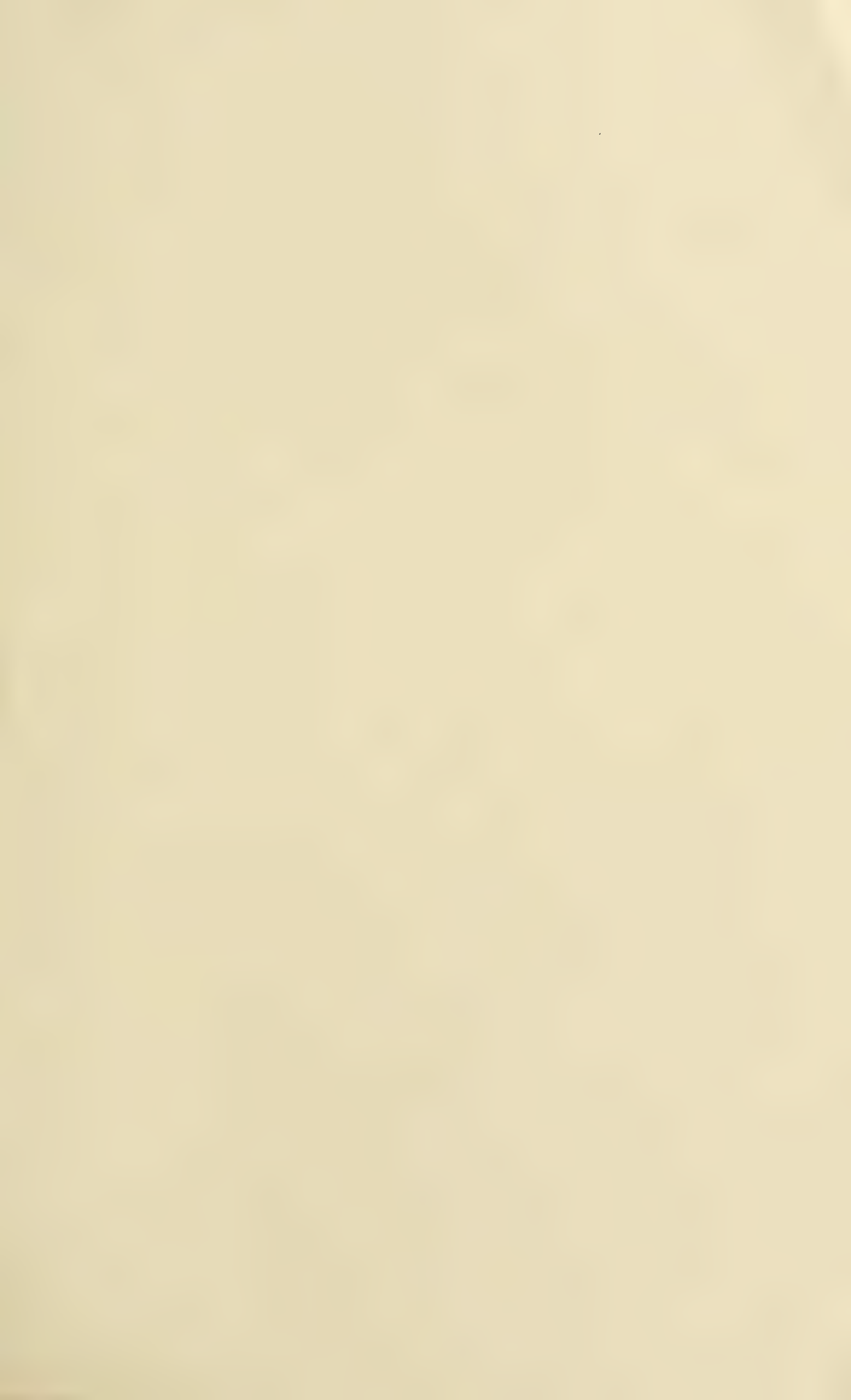
		Jahr der Aufnahme
38) Dr. phil. Paul Hirsch, Privatdozent	Jena	1914
39) Prof. Dr. H. Hobstetter, Regierungsrat	„	1912
40) Dr. A. Holste, Professor	„	1914
41) Prof. Dr. med. Ibrahim	„	1917
42) Prof. Dr. Heinrich Immendorff, Hofrat	„	1901
43) Dr. med. Eduard Jacobshagen, Privatdozent	„	1914
44) Prof. Dr. Heinrich Kionka	„	1901
45) Prof. Dr. Otto Knopf, Hofrat	„	1889
46) Prof. Dr. Ludwig Knorr, Geh. Hofrat	„	1889
47) Dr. phil. August Köhler	„	1900
48) Prof. Dr. Karl Kolesch	„	1891
49) Dr. Arthur Leitner, prakt. Arzt	„	1910
50) Prof. Dr. Albert Leitzmann	„	1901
51) Prof. Erich Lexer, Geh. Med.-Rat	„	1910
52) Prof. Dr. Gottlob Linck, Geh. Hofrat	„	1894
53) Dr. phil. Paul Linke, Privatdozent	„	1910
54) Dr. phil. Franz Löwe	„	1912
55) Prof. Dr. Felix Lommel	„	1902
56) Prof. Dr. Friedrich Maurer, Geh. Hofrat	„	1901
57) Prof. Dr. Paul Mayer	„	1914
58) Prof. Dr. jur. et med. Theod. Meyer-Steineg	„	1907
59) Dr. Max Müller, prakt. Arzt	„	1909
60) Prof. Dr. Johannes Niedner, Geh. Justizrat	„	1905
61) Dr. phil. Hermann Nohl, Professor	„	1910
62) Prof. Dr. Alfred Noll	„	1901
63) Prof. Dr. Eduard Pauli	„	1911
64) Prof. Dr. Ludwig Plate	„	1909
65) Prof. Dr. phil. Carl Pulfrich	„	1891
66) Prof. Dr. Eduard Rehn	„	1910
67) Prof. Dr. Viktor Reichmann	„	1912
68) Prof. Dr. Robert Rössle	„	1912
69) Dr. Ernst Rössler, prakt. Arzt	„	1909
70) Prof. Dr. Julius Schaxel	„	1912
71) Prof. Dr. Wilhelm Schneider	„	1909
72) Dr. phil. Otto Schott, Fabrikleiter	„	1882
73) Prof. Dr. Friedrich Schulz	„	1898
74) Prof. Dr. W. v. Seidlitz	„	1914
75) Dr. phil. Henry Siedentopf, Professor	„	1900
76) Dr. A. Sommer, Stabsarzt	„	1913
77) Prof. Dr. Bodo Spiethoff	„	1910
78) Prof. Dr. Roderich Stintzing, Geh. Med.-Rat	„	1890
79) Prof. Dr. Wolfgang Stock	„	1910
80) Prof. Dr. Rudolf Straubel	„	1894
81) Prof. Dr. Wilh. Strohmayer	„	1902
82) Prof. Dr. Hans Stübel	„	1910
83) Dr. med. Joh. Thiemann, Privatdozent	„	1910

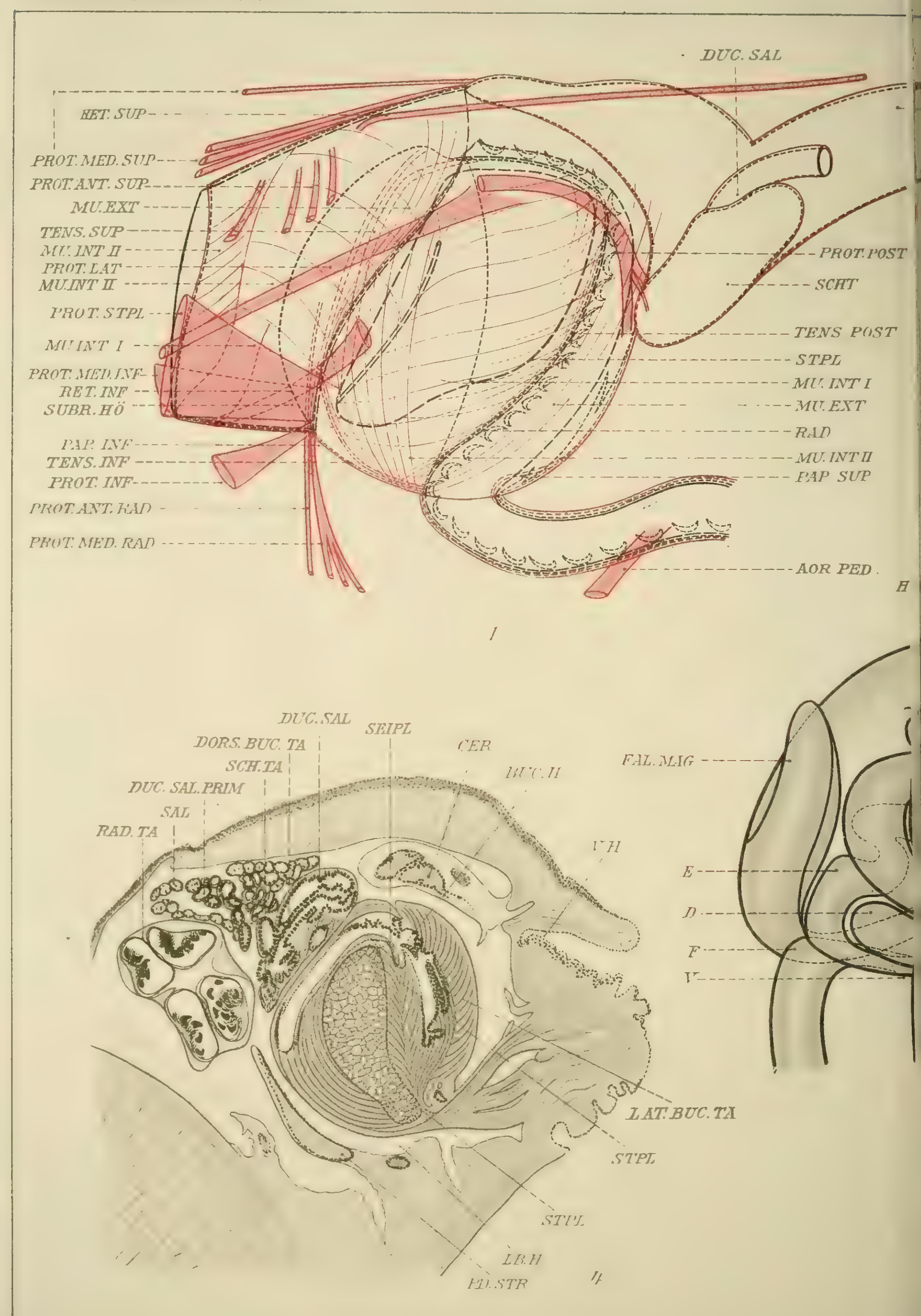
		Jahr der Aufnahme
84)	Prof. Dr. Johannes Thomae, Geh. Rat	Jena 1879
85)	Prof. Dr. Eduard Vongerichten, Hofrat	„ 1902
86)	Prof. Dr. phil. Ernst Wandersleb	„ 1906
87)	Dr. med. Warda, Nervenarzt, Blankenburg	„ 1904
88)	Dr. med. Max Weinert, Sanitätsrat	„ 1897
89)	Prof. Dr. Max Wien, Geh. Hofrat	„ 1911
90)	Ingenieur Heinrich Wild	„ 1911
91)	Prof. Dr. M. Winkelmann	„ 1912
92)	Prof. Dr. Carl Wittmaack	„ 1910
93)	Prof. Dr. Ludwig Wolff †	„ 1892
94)	Prof. Dr. L. Wrede	„ 1910
95)	Prof. Dr. G. von Zahn	„ 1912
96)	Prof. Dr. med. Joh. Zange	„ 1914

Neu aufgenommen wurden:

97) Dr. phil. Karl Gundlach.
98) Prof. Dr. phil. Oskar Keller.
99) August Sieberg, Sekretär der Hauptst. f. Erdbebenforschung.
100) Dr. med. Fritz Siebert, prakt. Arzt.
101) Prof. Dr. ing. Walter Rogowski.

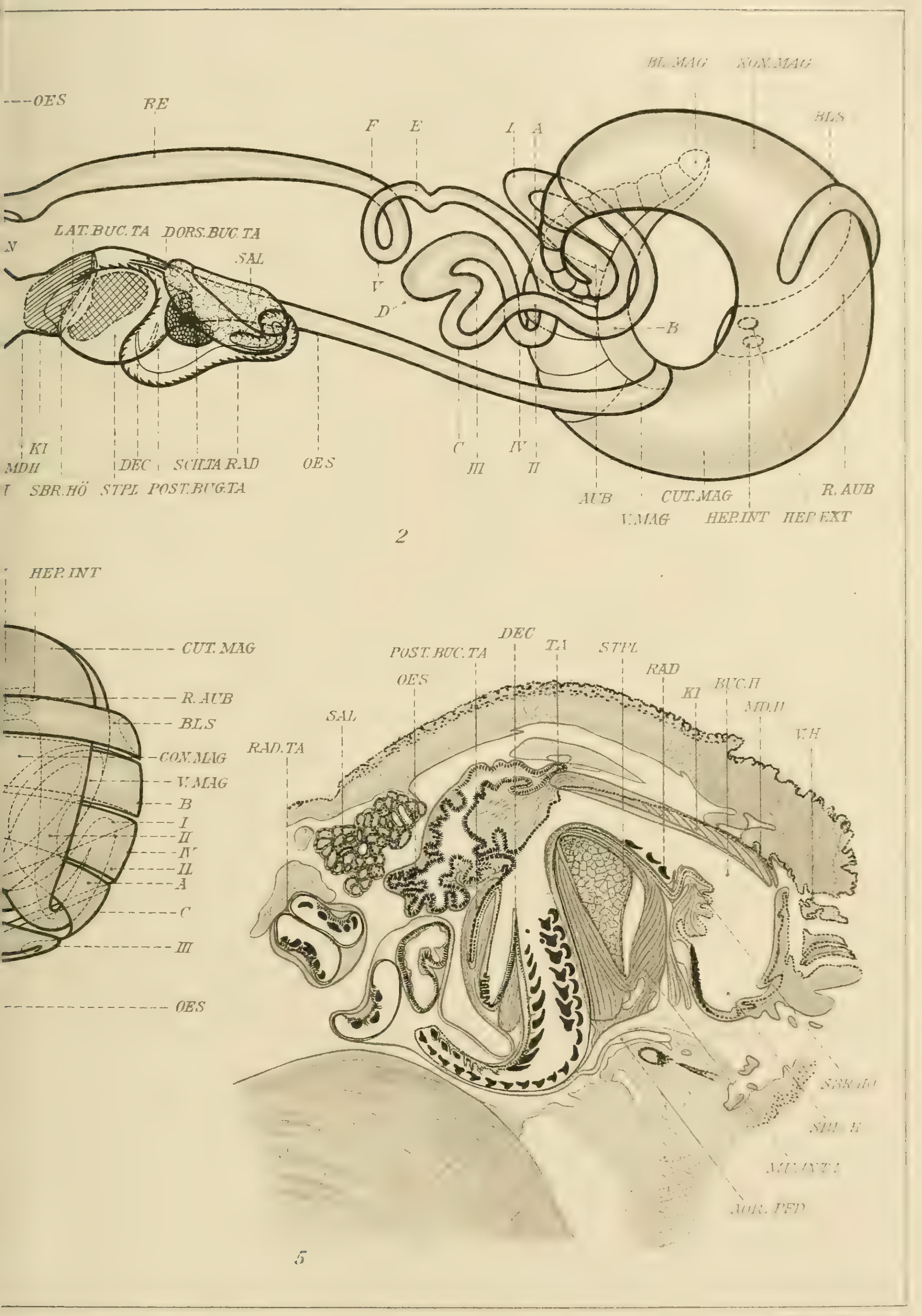

Druck von Ant. Kämpfe, Jena.





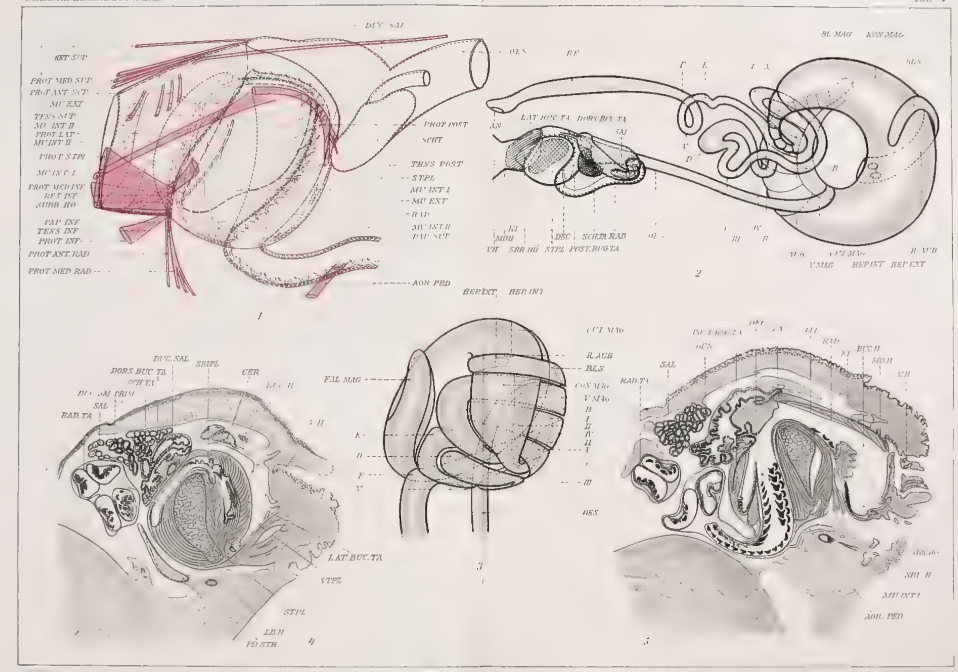
Schneider gez.

Verlag von Gus



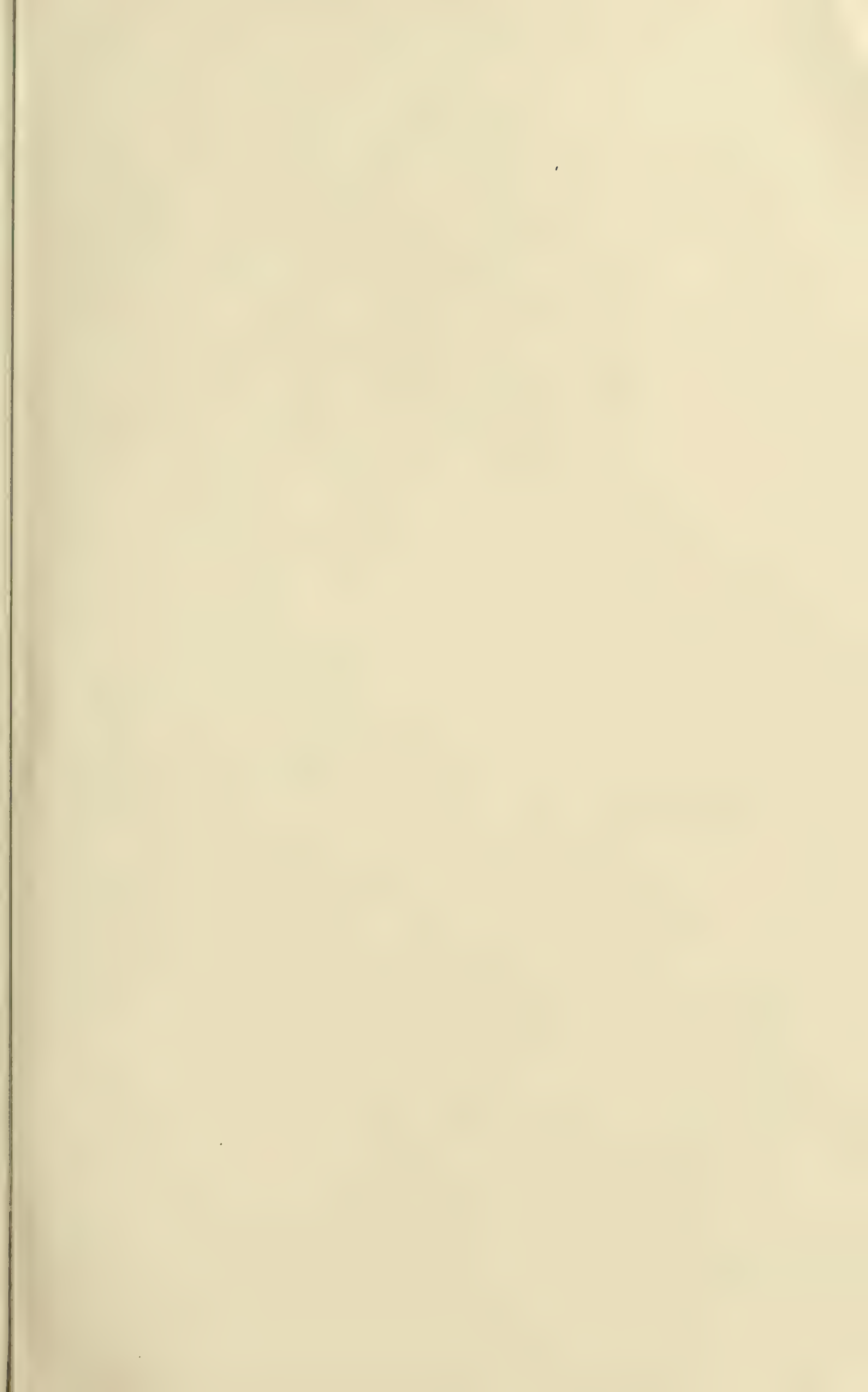
OES
RE
F
E
I
A
BL. MAG
KON. MAG
BLS
LAT. BUC. TA
DORS. BUC. TA
SAL
V
D
B
KI
MDH
SBR. HÖ
DEC
STPL
SCH. TA
RAD
POST. BUC. TA
OES
C
III
IV
II
AUB
V. MAG
CUT. MAG
HEP. INT
HEP. EXT
R. AUB
2
HEP. INT
CUT. MAG
R. AUB
BLS
CON. MAG
V. MAG
B
I
II
IV
IL
A
C
III
OES
DEC
POST. BUC. TA
TA
STPL
OES
RAD
KI
BUC. H
MD. H
SAL
V. H
RAD. TA
5

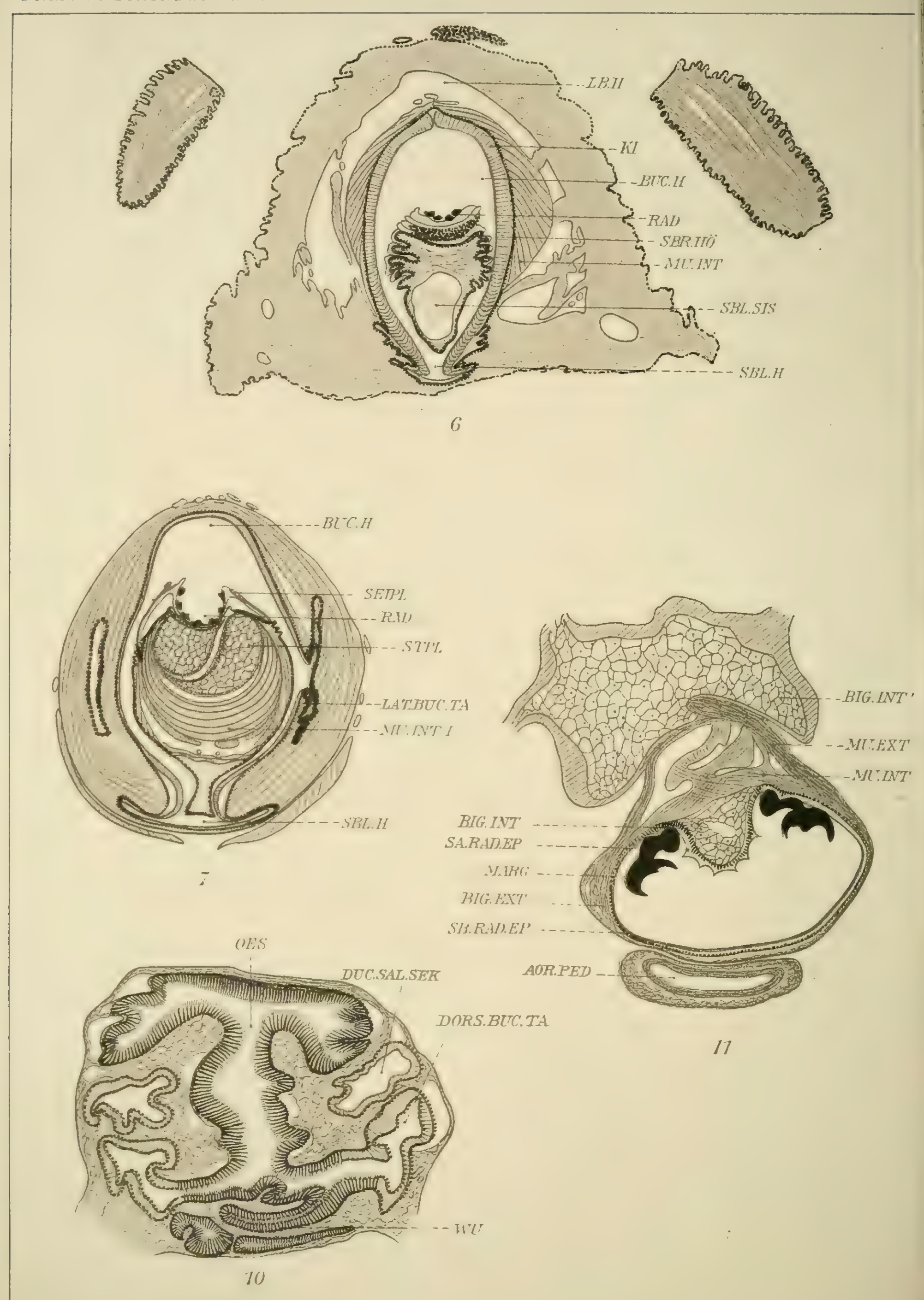




Verlag von Gustav Fischer in Jena






LB.H
KI
BUC.H
RAD
SBR.HÖ
MU.INT
SBL.SIS
SBL.H
6
BUC.H
SEIPL
RAD
STPL
LAT.BUC.TA
MU.INT I
SBL.H
7
BIG.INT'
MU.EXT
MU.INT
BIG.INT
SA.RAD.EP
MARG
BIG.EXT
SB.RAD.EP
AOR.PED
11
OES
DUC.SAL.SEK
DORS.BUC.TA
WU
10

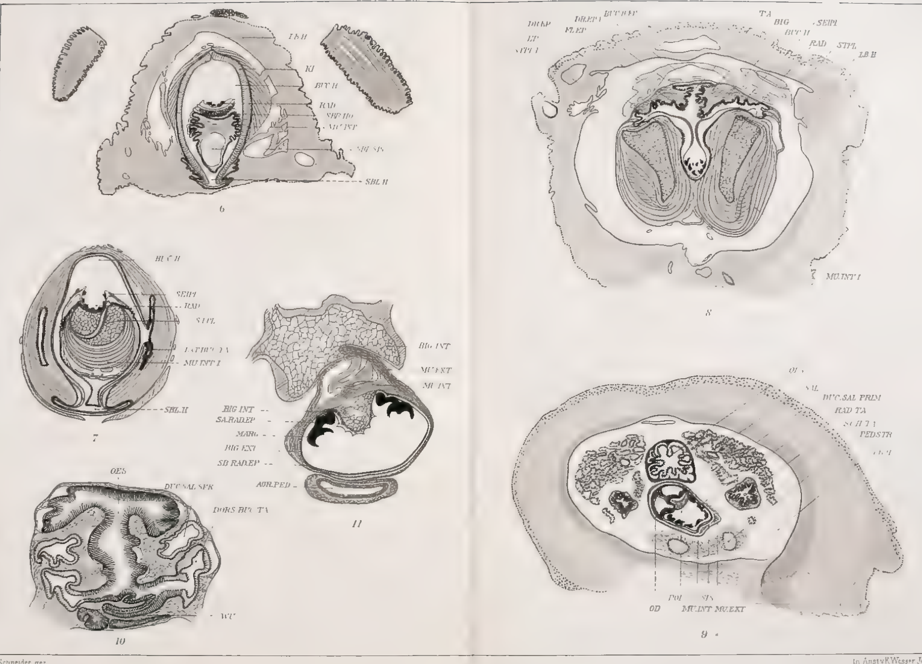
DREP
EP
STPL I
DREP i
FL.EP
BUC.H.EP
TA
BIG
SEIPL
BUC.H
RAD
STPL
LB.H
MU.INT I

8

OES
SAL
DUC.SAL.PRIM
RAD.TA
SCH.TA
PED.STR
LB.H
POL
SIS
OD
MU.INT
MU.EXT

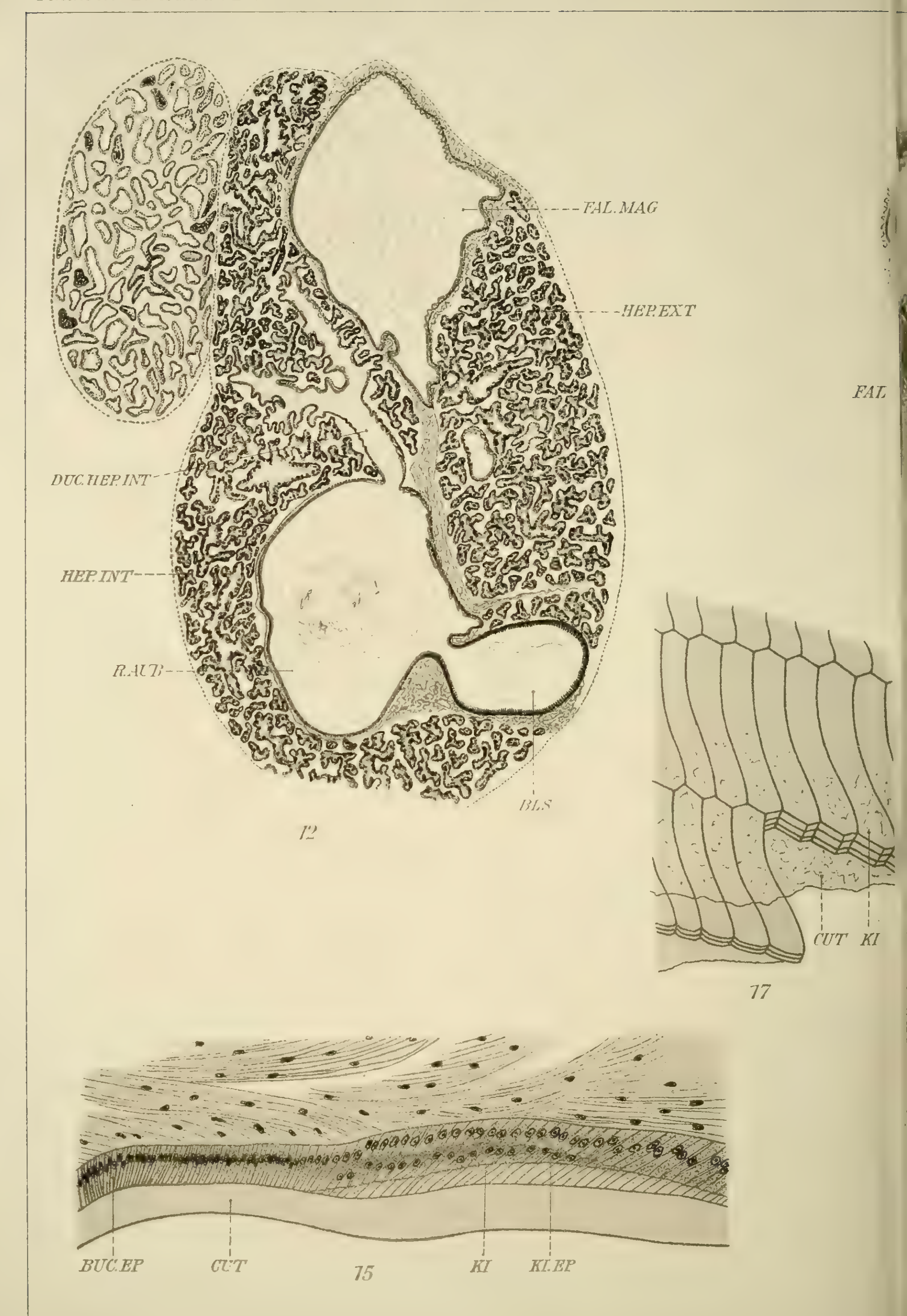
9



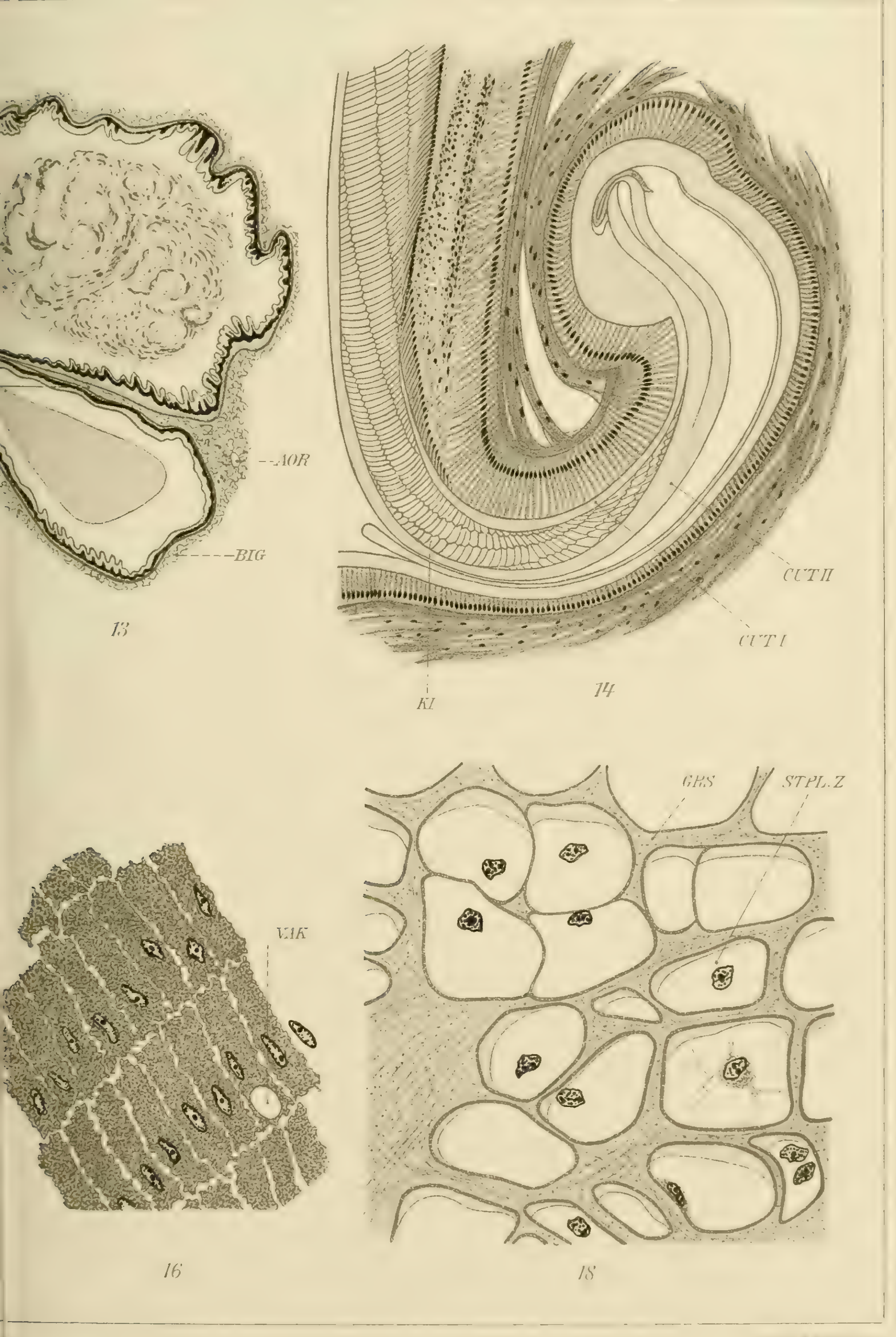

KI
RAD
SBL II
6
SEIPL
RAD
MU INT I
SBL II
7
TA
BIG
SEIPL
RAD
STPL
LB II
MU.INT I
8
BIG INT
MU EXT
MU INT
BIG INT
SA.RAD.EP
MARG
BIG EXT
SB.RAD.EP
AUR.PED
11
OES
DORS BUC TA
10
DUC.SAL.PRIM
RAD TA
PEDSTR
OD
MU.INT MU.EXT
9





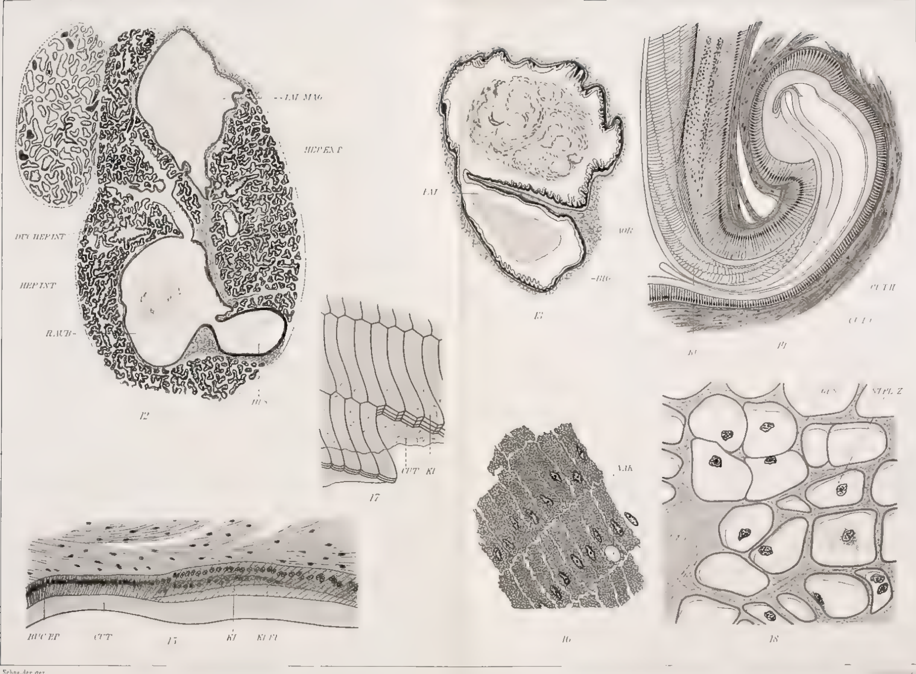


FAL. MAG
HEP. EXT
FAL
DUC. HEP. INT
HEP. INT
R. AUB
BLS
12
CUT
KI
17
BUC. EP
CUT
15
KI
KI. EP



:her in Jena

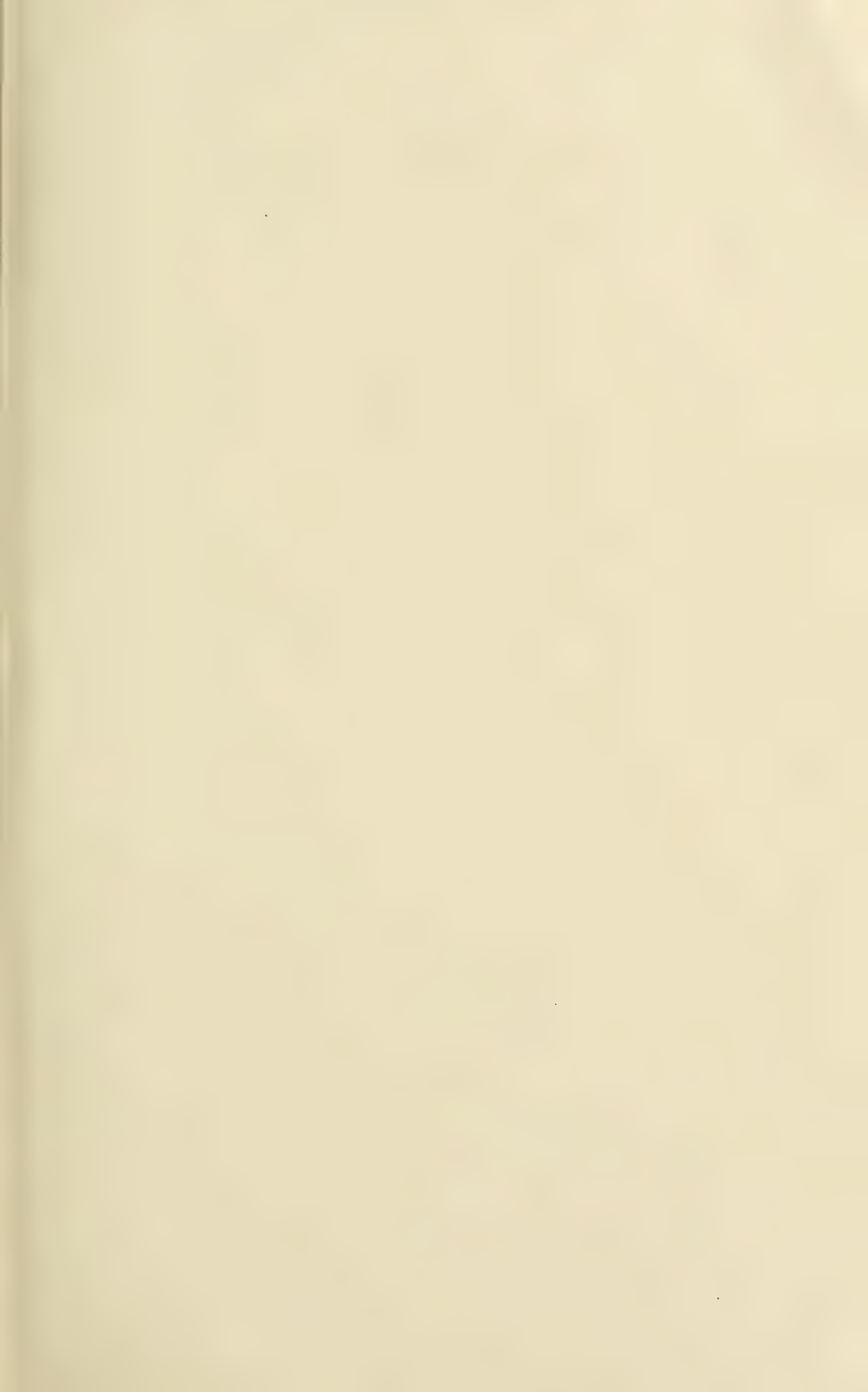


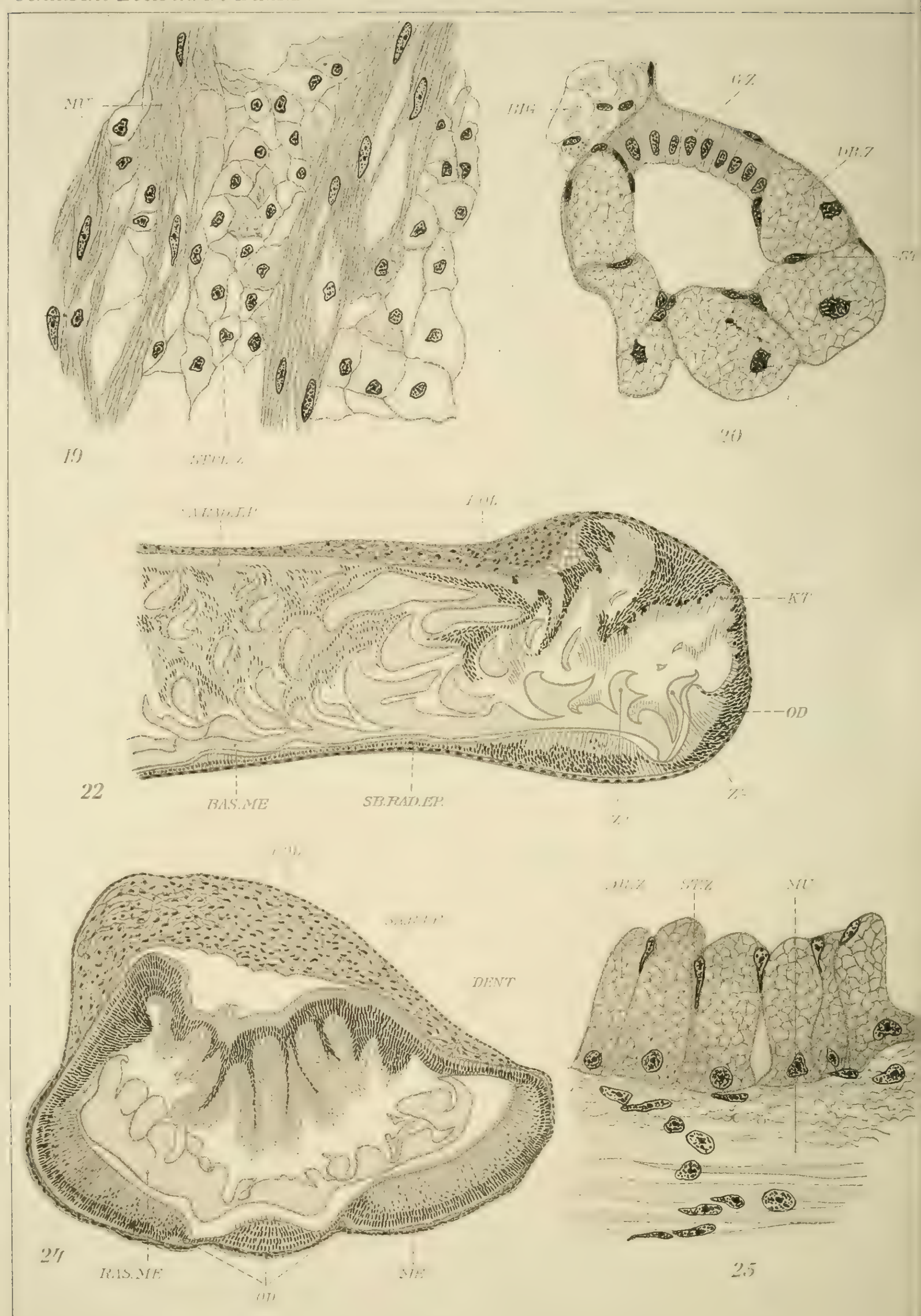


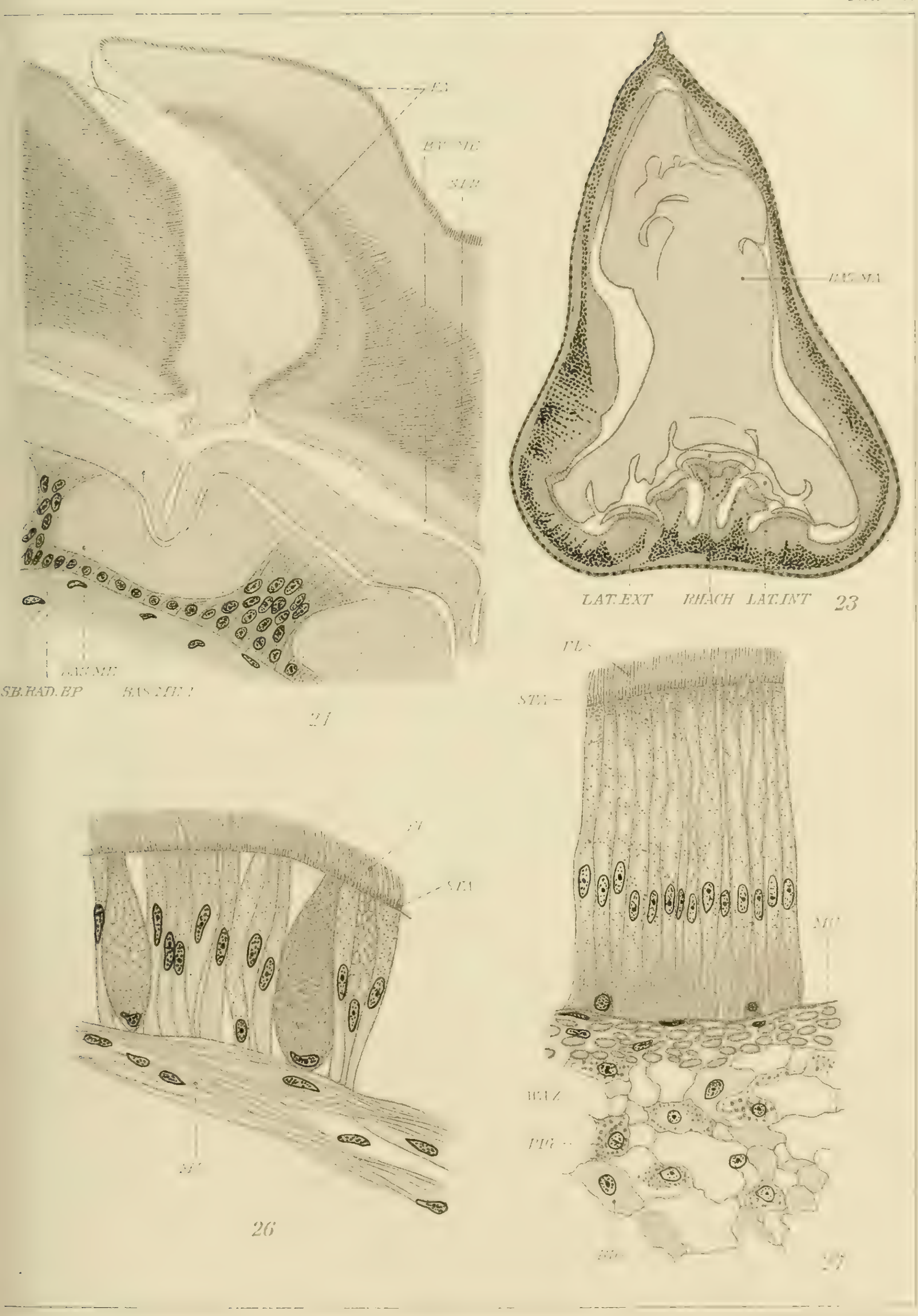
Schneider gez.

Verlag von Gustav Fischer in Jena






MU
STÜL.Z
19
BIG
G.Z
DR.Z
20
F.OL
KT
OD
22
BAS.ME
SB.RAD.EP.
Z
DENT
DR.Z
ST.Z
MU
24
BAS.ME
ME
OD
25



Fischer Jena



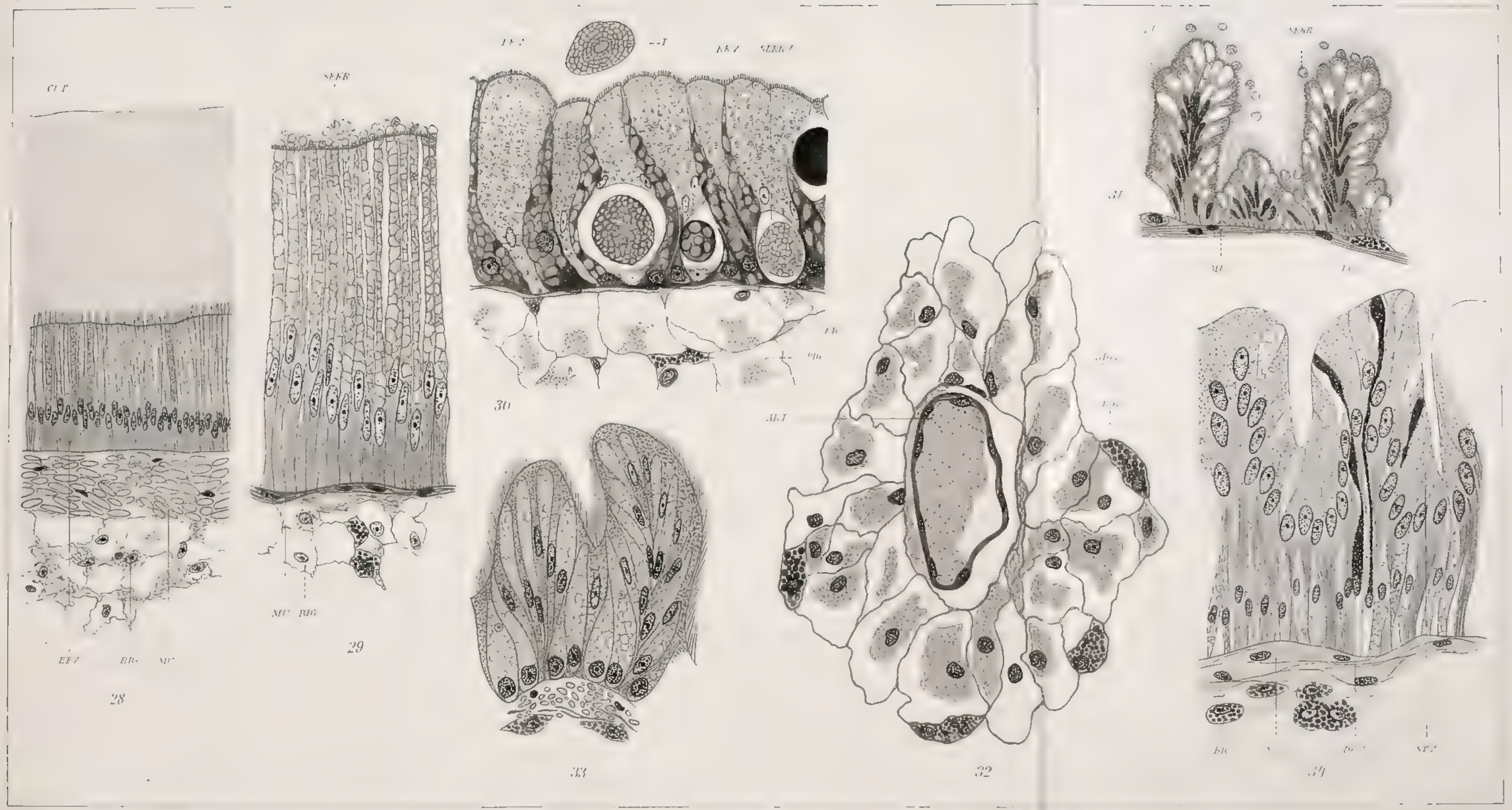


Schneider gez.
Verlag von Gustav Fischer in Jena




FL
SEKR
31
MU
PIG
BIG.Z
PIG
BIG
MU
ST.Z
34

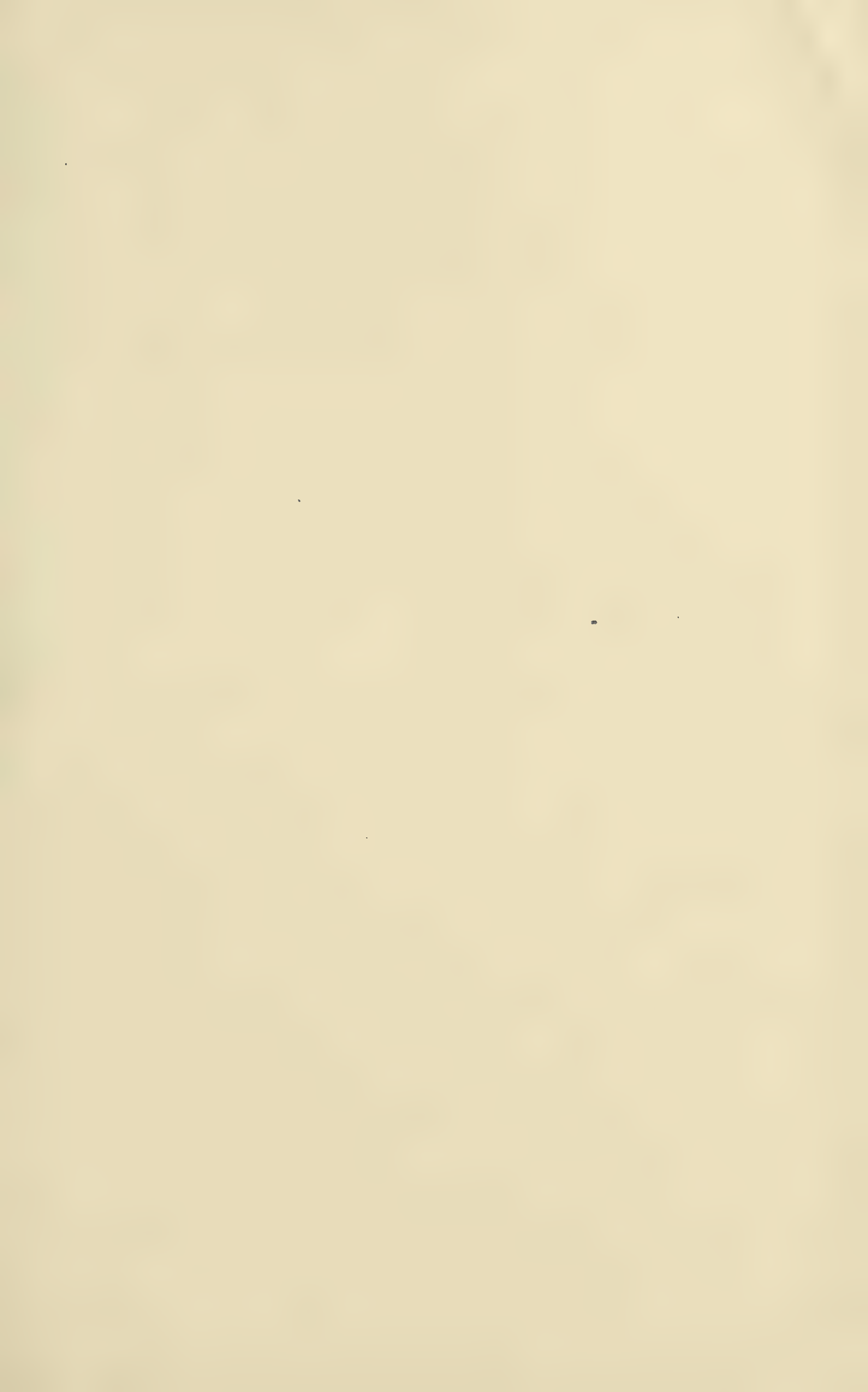


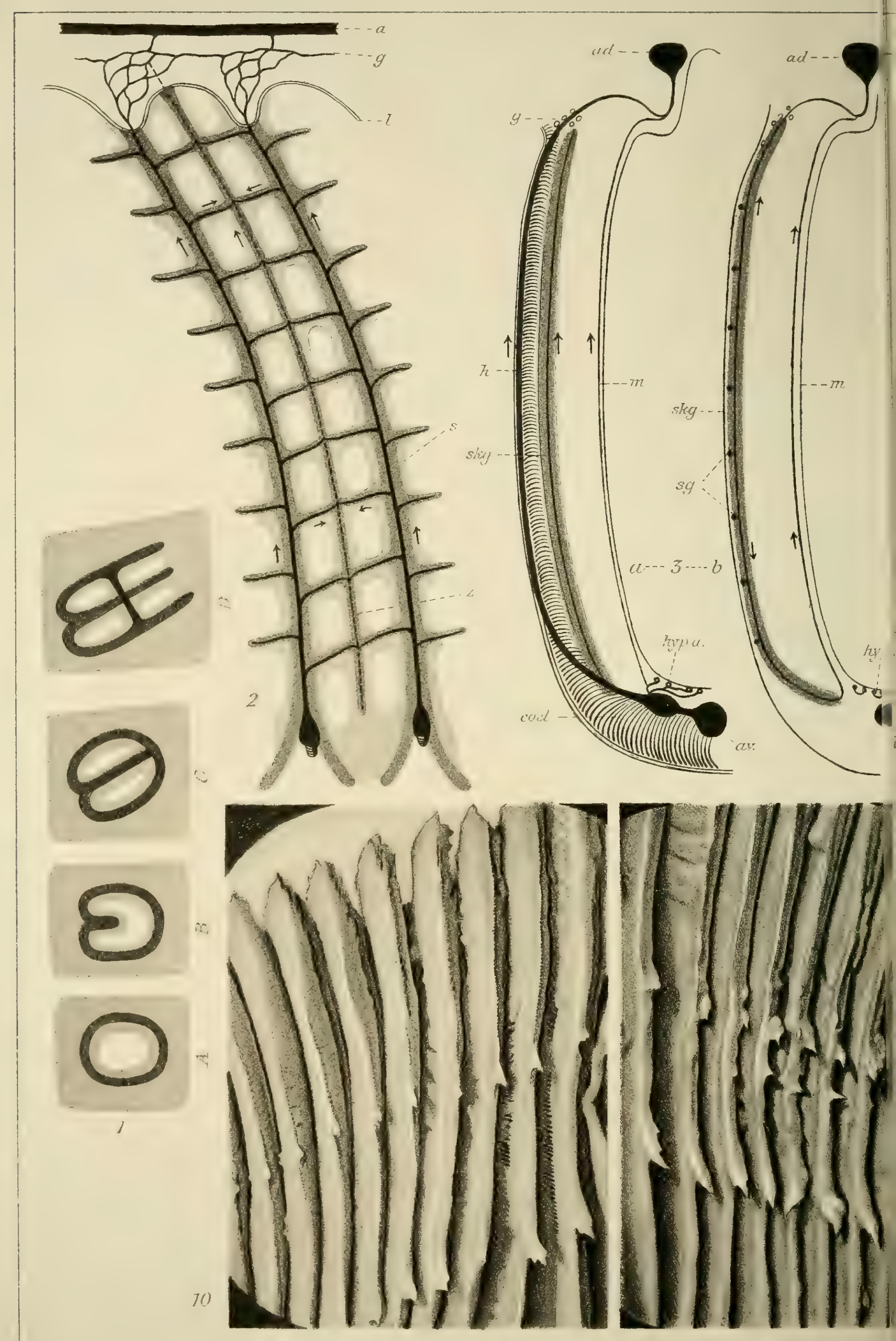


Verlag von Gustav Fischer in Jena

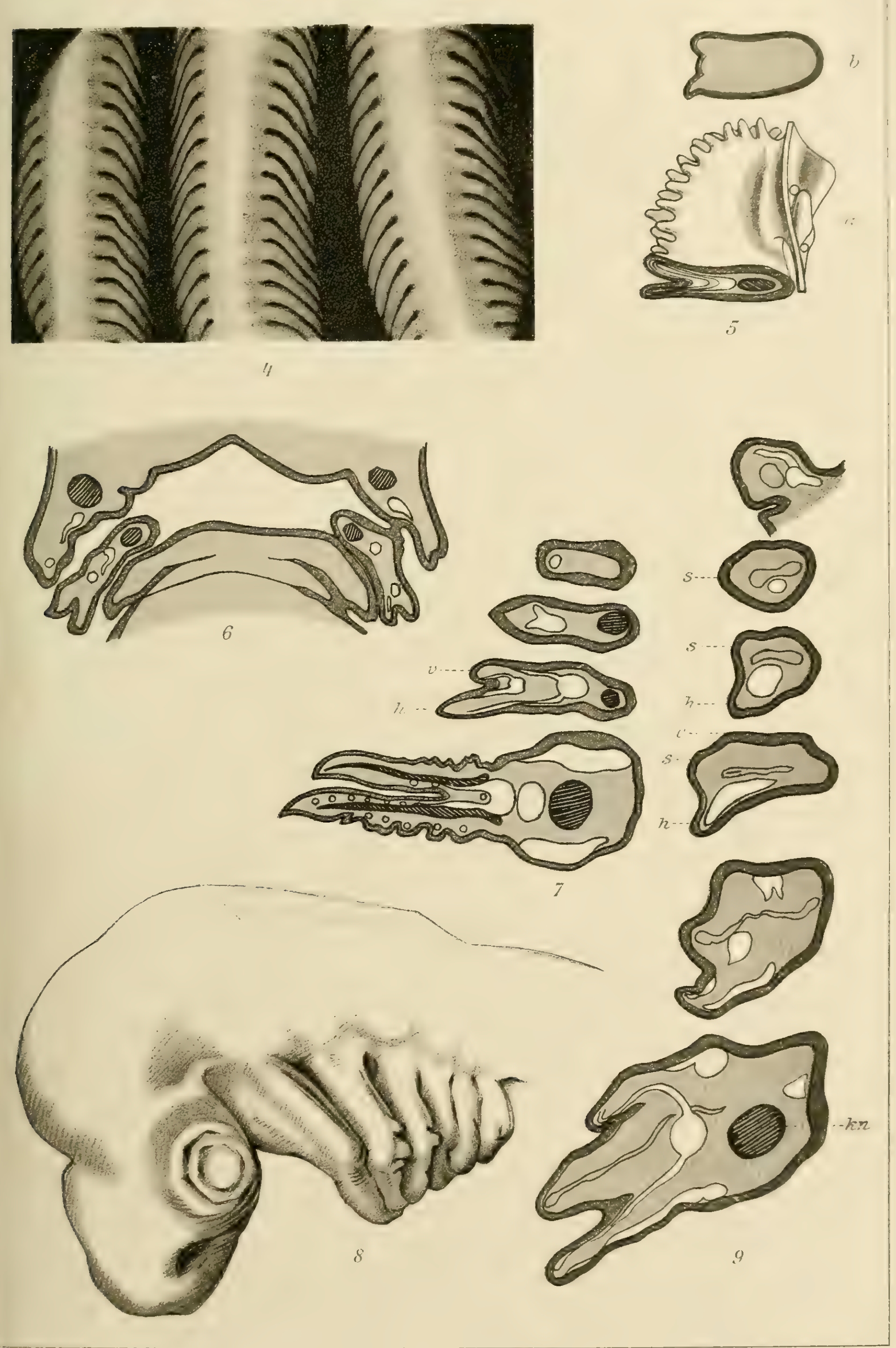
Lith. Anst. v. A. Wesser, Jena





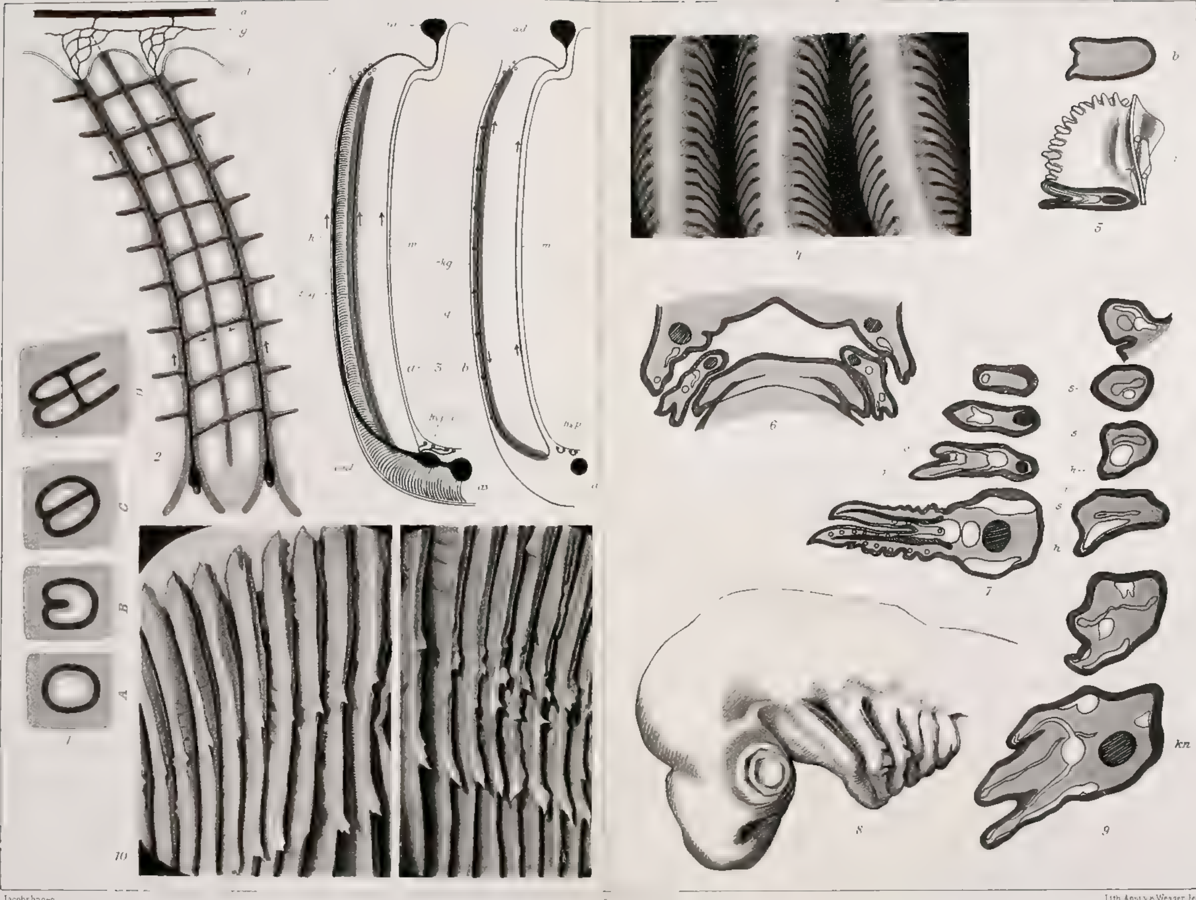


Verlag von Gus



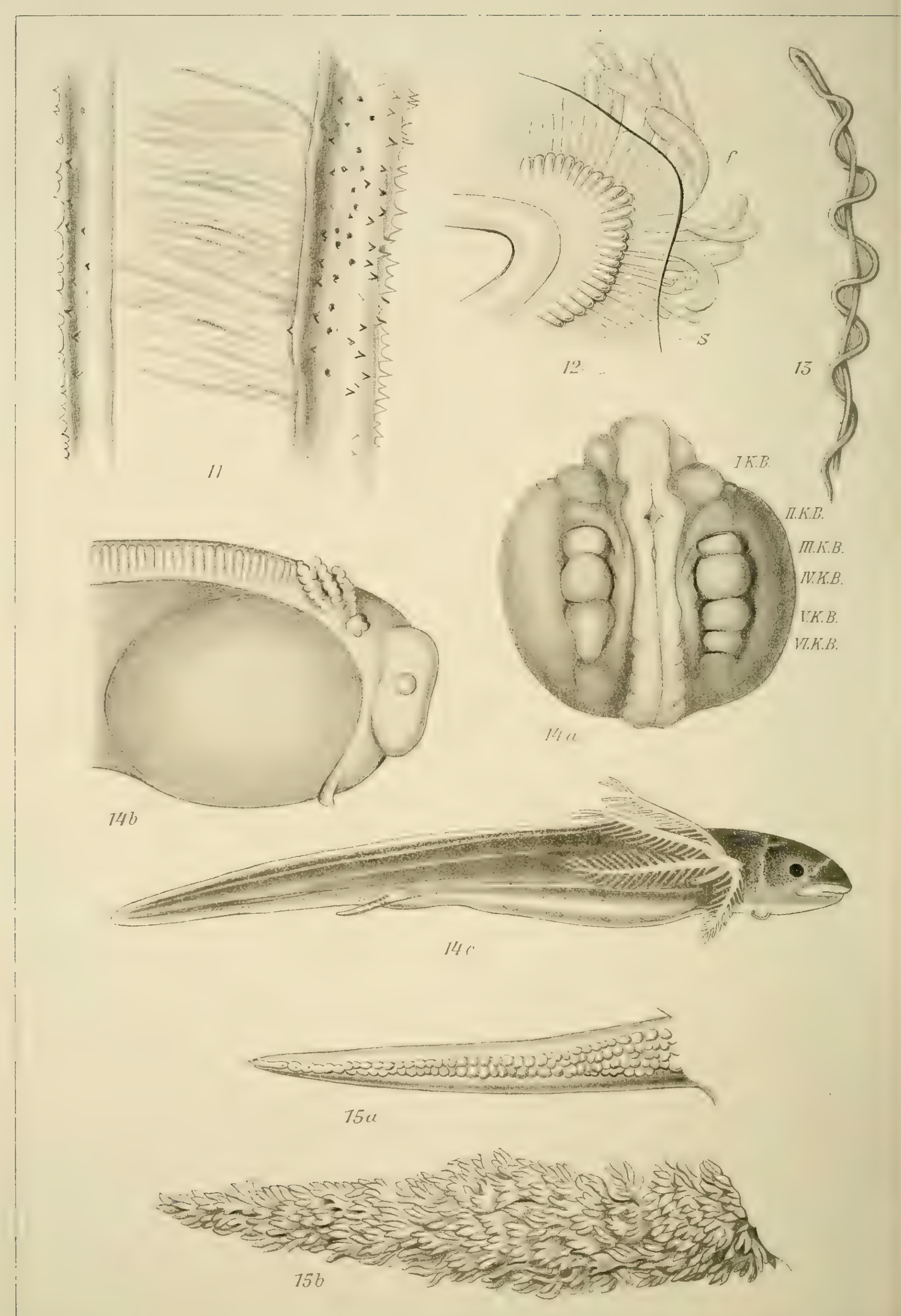
Lith Anst v K Wesser Jena





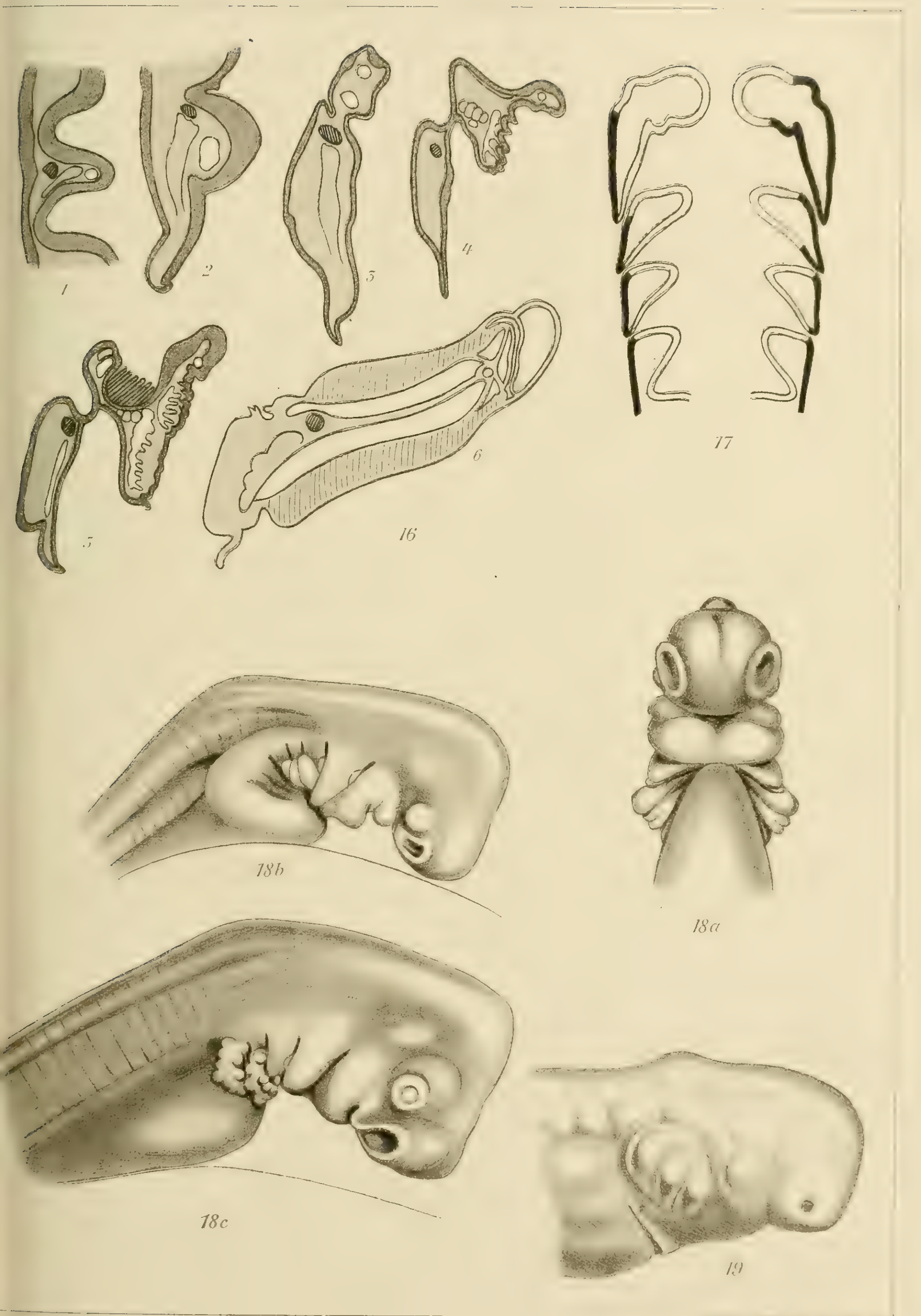






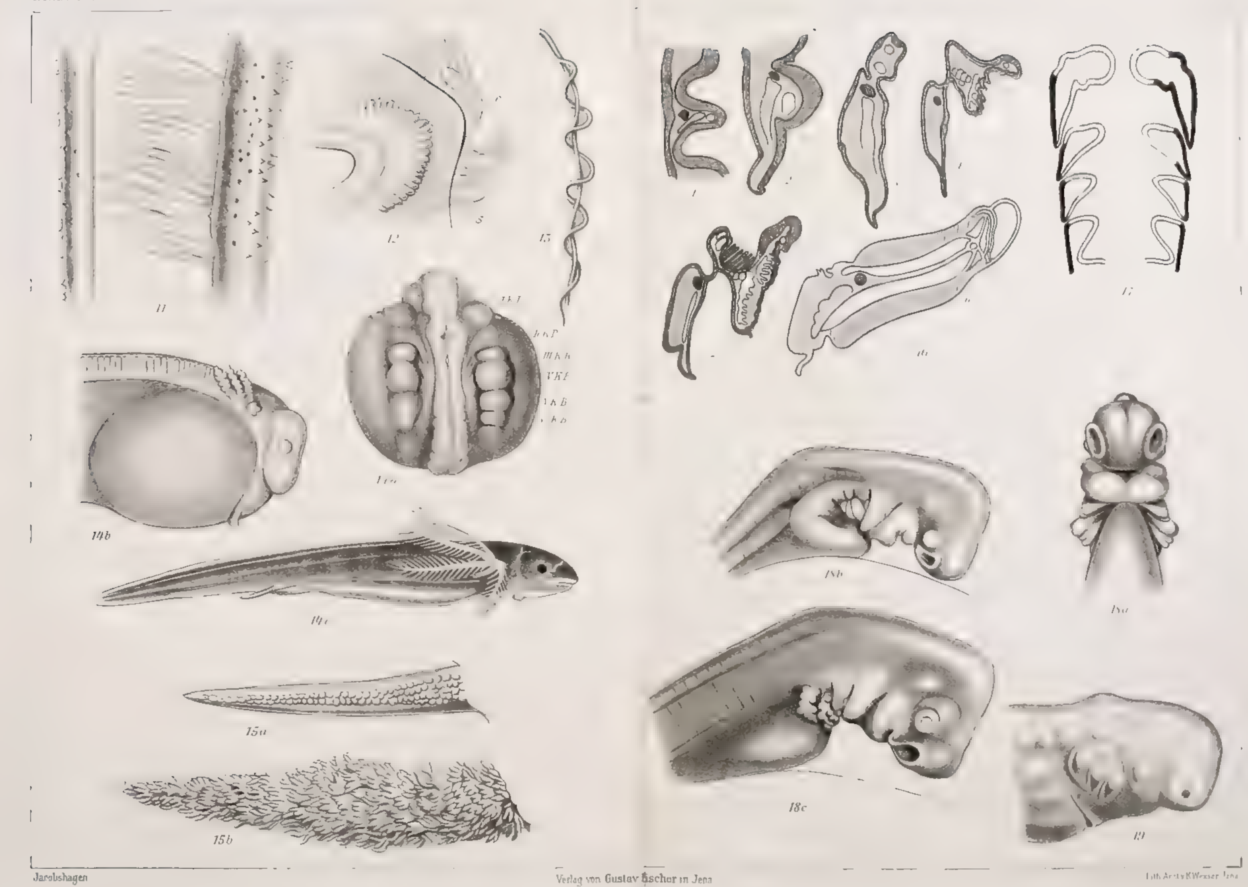
Jacobshagen

Verlag von Gu



...cher in Jena







☛ Diesem Heft liegt ein Prospekt bei von **Wilhelm Engelmann, Verlag, Leipzig,** betr. **„Dannemann, Die Naturwissenschaften.“**

DRUCK VON ANT. KAMPFE, JENA.

JENAISCHE ZEITSCHRIFT FÜR NATURWISSENSCHAFT

HERAUSGEGEBEN VON DER

MEDIZINISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN GESELLSCHAFT ZU JENA

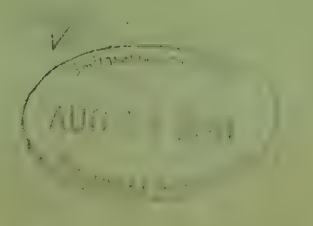
SECHSUNDFÜNFZIGSTER BAND

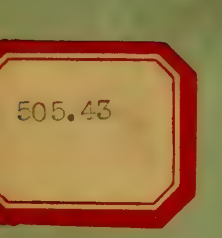
NEUE FOLGE, NEUNUNDVIERZIGSTER BAND

DRITTES HEFT

MIT 14 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 18 TAFELN

Inhalt:







JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1920

Zusendungen an die Redaktion erbittet man durch die Verlagsbuchhandlung.
Ausgegeben am 20. Mai 1920.

Beiträge zur Kenntnis der Reparationsprozesse bei Hirudineen.

Von

Dr. Ernst Würgler, Zürich.

Mit Tafel 13—16 und 14 Figuren im Text.

I. Vorbemerkung.

Die Hirudineen, als spezialisierte Gruppe mit dem Stamm der Anneliden eng verbunden, haben in den letzten Jahren nicht nur auf histologisch-zytologischem Gebiet, sondern auch im Ausbau der mikroskopischen Technik zu umfassenden Untersuchungen Anlaß gegeben. Es ist deshalb sehr zu verstehen, daß auch die experimentelle Zoologie diese Gruppe in den Kreis ihrer Versuche einbezogen hat, speziell um jenes Vermögen zu untersuchen, welches bei den Chätopoden seit sehr geraumer Zeit schon in einer großen Menge von Arbeiten geprüft worden ist, dasjenige der Regeneration resp. Reparation. Während jedoch die bei den Borstenwürmern gewonnenen theoretischen Gesichtspunkte auf einem weiten experimentellen Tatsachenmaterial wohl fundamentiert erscheinen, ist dies bei den Hirudineen noch keineswegs der Fall. Wohl haben die relativ spärlichen praktischen Untersuchungen schon einer Anzahl Theorien speziell in bezug auf die Kausalität des Regenerationsvermögens oder -unvermögens bei den Hirudineen gerufen, aber nichtsdestoweniger bleibt noch die große Notwendigkeit bestehen, jene durch weiteres Tatsachenmaterial auf ihre Zulässigkeit zu prüfen.

In diesem Sinne erhielt ich von meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Arnold Lang, das Thema zu der vorliegenden Arbeit; sie soll versuchen, einen Beitrag zu leisten, unsere Kenntnis der Hirudineen nach dieser experimentellen Seite zu vervollständigen.

Leider war es mir nur noch ganz kurze Zeit vergönnt, unter der Leitung des allzufrüh geschiedenen Forschers zu arbeiten. In ganz besonderem Maße trugen die vorzüglichen Anregungen, wie auch die reichen Literaturkenntnisse, mit welchen mich Herr Prof. Dr. Karl Hescheler stets in überaus zuvorkommender Weise unterstützte, zum Gelingen der Arbeit bei. Es ist mir eine angenehme Pflicht, diesen meinen beiden Lehrern an öffentlicher Stelle meinen tiefgefühlten Dank auszusprechen. Ich benütze auch diese Gelegenheit, um Frl. Dr. M. Daiber, Prosektor des zoologischen Laboratoriums Zürich, für ihre reichen praktischen Ratschläge und die Aufmerksamkeit, mit welcher sie das Fortschreiten der Arbeit stets unterstützte, angelegentlichst zu danken.

Obwohl anfangs eine Berücksichtigung sowohl der makroskopischen wie mikroskopisch-histologischen Reparationsvorgänge in gleicher Weise vorgesehen war, mußte infolge der Notwendigkeit, die Versuche und ihre Protokollierung auszudehnen, die zweite Art der Untersuchung eingeschränkt werden. Infolge der großen Bedeutung, die im Laufe der Arbeit den Epidermisreparationsprozessen als den hauptsächlichsten positiven Wiederherstellungsvorgängen zukam, erschien es jedoch zweckmäßig, wenigstens die wichtigsten diesbezüglichen Stadien bei den zwei untersuchten Vertretern ber Arhynchobdellidae (Gnathobdellidae) nach der mikroskopischen Seite zu verfolgen. Es betrifft dies in der Hauptsache das Verhalten der Darm- und Körperepithelränder an der Wundfläche und sodann die Überdachung des Wundschlitzes mit einer neuen Epidermisdecke, eventuell den reparativen Zusammenschluß von Körper und Darmepithel.

Bei der Ausarbeitung einer Diplomarbeit hatte ich Gelegenheit, mich in umfassender Weise in der Literatur über das Regenerationsvermögen der Anneliden im allgemeinen zu orientieren. Es muß jedoch hier versagt bleiben, die in dieser Hinsicht schon gut erforschten Verhältnisse bei Polychäten und Oligochäten näher in Parallele zu setzen mit dem reparativen Verhalten der Hirudineen. Manche in jenen Arbeiten vorgefundene Angabe über Operationsweise und mikroskopische Technik hat auch die Anordnungsweise in den folgenden Versuchen bei den Egeln in fruchtbarer Weise zu beeinflussen vermocht.

II. Makroskopische Beobachtungen über Wundheilungsprozesse bei

1. Haemopis sanguisuga (L. 1758).

Literaturangaben.

Infolge der relativ großen Körperdimensionen stellt Haemopis sanguisuga unter den einheimischen Hirudineenarten diejenige Form dar, die am ehesten gestattet, makroskopische Beobachtungen über Wundheilungs- und Reparationsprozesse zu machen. Es sollen deshalb von den Resultaten, welche die äußern Bildungsvorgänge der untersuchten Hirudineenspezies betreffen, im folgenden speziell diejenigen an erster Stelle Erwähnung finden, die Bezug auf die oben genannte Art haben.

Frühere Beobachtungen.

1902 erwähnt E. Schultz in beiläufiger Weise, daß Sukatschoff an jungen Aulastomumexemplaren eine gut entwickelte Regenerationsfähigkeit des hintern Körperabschnittes konstatieren konnte. Weitere Angaben, die sich auf Größe des Untersuchungsmaterials oder Umfang der Versuche beziehen würden, stehen zur Zeit noch aus.

1904 finden wir bei M. Meyer die Angabe, daß Aulastomum gulo M. Td. (s. Haemopis sanguisuga L.) unter den Kieferegeln Eingriffen operativer Art ungleich leichter erlag als Hirudo medicinalis L. und Nephelis vulgaris M. Td., weshalb sich Meyer von Haemopis abwandte.

1905 erwähnt Jos. Nusbaum, wie er an Aulastomum gulo Halbierungen und Transversalamputationen sowohl am Vorder-, als am Hinterende vornahm. Die operierten Tiere wurden im fließenden Wasser eines Bergbaches aufbewahrt und zeigten nach 7 Wochen in der Mehrzahl (eine genauere Angabe fehlt) noch ein Fehlen der Wundheilung; bei einigen Tieren jedoch hatte sich die Wunde verschlossen, ohne daß weder eine Regenerationsknospe, noch sonst eine Spur von Regeneration zu bemerken gewesen wäre. Nusbaum erblickt in der resistenten, zähen Beschaffenheit des Parenchyms die Hauptursache des Mangels irgendeiner Proliferationsfähigkeit der Gewebe. Die große Zähigkeit und Dehnbarkeit, durch welche sich der Hautmuskelschlauch auszeichnet, sei der Grund einer verminderten Verletzbarkeit, welch letztere ihrerseits die potentielle Regenerationsunfähigkeit der Hirudineen

bedinge. Dieser Erklärungsweise bedient sich auch MEYER bei seinen mit negativem Erfolg begleiteten Regenerationsversuchen; sie geht zurück auf die theoretischen Erläuterungen von A. WEISMANN (92, 99), der einen direkten Zusammenhang erkennt zwischen der Möglichkeit der Verletzung oder des Verlustes eines Organs und dessen Regenerationsvermögen, während EUG. SCHULTZ die obenerwähnten positiven Regenerationsuntersuchungen von SUKATSCHOFF dazu benützt, darzulegen, daß die Regenerationsfähigkeit als primäre Eigenschaft aller organischen Körper, die höchstens sekundär eine Schwächung erfahren kann, auch Tieren (hier Hirudineen) zukomme, die infolge ihrer Lebensweise und zähen Beschaffenheit ihres Körperparenchyms nur selten oder fast gar nie Verletzungen zu erleiden haben.

Dies sind die wenigen Angaben, die sich auf Haemopis sanguisuga L. beziehen.

Da im folgenden keine Arten der Gattung Hirudo berücksichtigt sind, so sollen wenigstens die diesbezüglichen Angaben der Autoren erwähnt werden; infolge der nahen verwandtschaftlichen Beziehungen von Hirudo und Aulastomum sind sie doch geeignet, die bis jetzt gewonnenen Resultate an der letztgenannten Form zu beleuchten.

Schon 1820 machte ein italienischer Forscher, CARENA, in seiner „Monographie du genre Hirudo“ Mitteilung über die Erfahrungen an verstümmelten Blutegeln. Zu seinen Versuchen diente eine von CARENA selbst als Hirudo provincialis benannte Art, welche in der Umgebung von Toulon und Marseille sich findet, von wo sie zu medizinischen Zwecken nach allen Seiten verschickt wird. Ein solches Tier schnitt CARENA in drei Teile, von denen er jedoch bloß das mittlere Stück in Wasser, das jeden Tag gewechselt wurde, aufbewahrte. Es umfaßte 40 Segmente (es sind ohne Zweifel Ringel gemeint) und gehörte der mittleren Körperregion an, weil die Geschlechtsöffnungen, welche im 25. und 30. Ringel lagen, an den weggeworfenen Kopfstücken sich vorfanden (das ganze Tier zählte 93 Ringel). CARENA äußert sich nun: „Mon premier but, en traitant cette sangsue, a été de voir si elle aurait reproduit les parties coupées; mais je n'ai rien vu qui puisse se rapporter avec certitude à cette étonnante propriété que le célèbre SPALLANZANI a découverte dans plusieurs animaux qui à la vérité n'appartiennent pas à cette classe“. Die beiden Wundflächen vernarbten in wenigen Tagen, nur je in der Mitte der Wunde blieb ein Loch, welches der Öffnung des Darm-

kanals entsprach, offen. Während der Bewegungen bewahrte das Stück vollständig die Polarität und gab von Zeit zu Zeit Exkremente aus seinem hinteren Ende. Von einer Neubildung war nichts zu sehen.

Nach 5 Monaten mußte CARENA dieses Stück zusammen mit einem zweiten, welches aus derselben Region eines anderen Exemplares stammte, aber weniger als 40 Ringel umfaßte, wegen einer Reise seinem Kollegen Prof. ROSSI (22) abtreten. Dieser letztere konnte die beiden übernommenen Teilstücke während 2 Jahren in Wasser von 12—15° am Leben erhalten. Nahrungsaufnahme fand nicht statt, hingegen konstatierte ROSSI ebenfalls die Abgabe von Exkrementen. Durch mechanische und elektrische Reize suchte er die oft trägen Tiere zu beleben. Bei ihrem Tode stellten sie nicht viel mehr dar, wie er sagt, als die bloße Haut, und er schließt daraus, daß wahrscheinlich das ganze Körperinnere allmählich durch Resorption verdaut worden sei. Leider hat ROSSI es unterlassen, durch zootomische Einschnitte sich über die Beschaffenheit der inneren Organe zu orientieren. Von einem regenerativen Wachstum hat er nichts konstatieren können.

1828 machte DUGÈS eine scheinbar fast nebensächliche Bemerkung über das Regenerationsvermögen der Hirudineen, die aber erkennen läßt, daß man trotz der Seltenheit der Angaben aus der damaligen Zeit, die sich auf diesen Gegenstand beziehen, doch sehr wahrscheinlich experimentell sich nicht wenig mit dieser Gruppe der Hirudineen beschäftigte, aber angesichts der negativen Resultate die Versuche unveröffentlicht auf sich beruhen ließ. Anläßlich seiner Arbeit über Oligochäten äußert sich DUGÈS folgendermaßen: „Je n'ai fait aucune recherche sur la faculté de réparer les parties perdues sur les Hirudinées: M. MOQUIN et autres se sont assurés de la nullité d'une telle faculté dans cette famille d'Annélides“.

Eine Speziesbezeichnung vermissen wir, doch ist anzunehmen, daß dem Verfasser der bekannten Hirudineenmonographie außer Exemplaren der Gattung Hirudo, von der der medizinische Blutegel zur damaligen Zeit den Hauptrepräsentanten der Hirudineen überhaupt darstellte, auch Vertreter anderer Genera zu diesem Zweck gedient haben.

Ebenso kurz ist 1869 eine Angabe von LEUCKART, der bei Gelegenheit der Erwähnung von EHLERS Arbeit über Neubildungen bei Polychäten bemerkt, daß er selbst auch einen dekapitierten Blutegel besitze, der seit Jahresfrist den Verlust noch nicht er-

gänzt habe, sonst aber bei Berührung noch munter umherschwimme. An der vernarbten Schnittfläche ragte das hintere Segment des durchschnittenen Pharynx frei nach außen. Genauere Feststellungen, welche sich auf die Größe des amputierten Stückes beziehen würden, fehlen auch hier vollständig.

Abgesehen davon, daß wir bei diesen älteren erwähnten Arbeiten die mikroskopische Untersuchung des operierten Materials vermissen müssen, kann man sich überdies nicht des Eindrucks erwehren, daß sie nur Resultate darstellen, die ganz zufällig gewonnen worden sind und einer vorherigen systematischen Bearbeitung ermangeln.

1908 veröffentlichte Hirschler seine Resultate, welche sich auf die regulatorischen Vorgänge nach dem Verlust des hinteren Körperendes bei Hirudo medicinalis L. beziehen. Der Autor bediente sich eines Ligaturverfahrens, um Blutungen, welche das Tier schwächen, zu vermeiden und die Infektionsgefahr an der Wundfläche auf ein Minimum zu beschränken. Mittels eines Seidenfadens wurden 12—30 hintere Segmente vom übrigen Körper abgeschnürt, so daß diese Endpartie nach 10—12 Tagen abfiel, wobei die Wunde mit einem pfropfartigen Gebilde verstopft zu sein schien. 4 Wochen später war auch dieser Pfropf verschwunden und die ehemalige Wundfläche hatte das Aussehen eines konkaven, glatten Feldchens. Mikroskopische Sagittalschnitte ergaben die Bildung eines vollständigen Wundverschlusses; der Darm war blind geschlossen und das Wundfeld wurde von einem neuen, regenerierten Epithel überzogen, welches nur aus Deckzellen bestand; Drüsen und Sinneszellen wurden ganz vermißt. Darunter war ein mächtiges Regenerationsgewebe entwickelt, welches aus spindelartig ausgezogenen Zellen bestand. Ihre genaue Herkunft konnte nicht ermittelt werden. Das alte, pinselartig endigende Bauchmark verlor sich in diesem Regenerationsgewebe.

Stadien von 2 Monaten zeigten eine Einstülpung des mit neuem Epithel bedeckten Wundfeldes und nach 4 Monaten (von der Amputation an gerechnet) konstatierte Hirschler einen funktionierenden After. Die mikroskopische Untersuchung ergab, daß sich ein ektodermaler Enddarm durch Einstülpung gebildet hatte und daß ferner die rechte sackartige Darmausbuchtung ebenfalls durch ein enddarmartiges Rohr mit der Außenwelt in Verbindung getreten war. Diese beiden Enddarmbildungen mündeten zunächst in ein gemeinsames Grübchen, so daß man bei der Ansicht des Tieres von außen und hinten nur den Eindruck eines

einheitlichen Afters hatte. Eine Neubildung von Segmenten war auch nach 4 Monaten nicht zu konstatieren, hingegen die Bildung eines Proctodaeums. Ein solches Reparat gestattete dem Tiere eine Weiterführung der Lebensprozesse, ohne daß ein speziell für die Fortbewegung physiologisch gleichwertiges Hinterende geschaffen worden wäre.

Eigene Untersuchungen.

Die im folgenden ausgeführten Resultate ergaben sich auf Grund von 52 Operationen, welche an 30 Exemplaren vorgenommen wurden. Von diesen letzteren waren 17 bereits in Geschlechtsreife eingetreten, während 13 Tiere mit einer mittleren Länge von 15—60 mm dieses Reifestadium noch nicht erreicht hatten. Tiere, welche sich noch im Kokon vorgefunden hätten, zur Operation herbeizuziehen, gelang nicht; es ist jedoch auf Grund der Körperdimensionen der kleinsten operierten Exemplare anzunehmen, daß der Alterszustand der letzteren nicht allzusehr entfernt war von demjenigen beim Verlassen der Kokonhülle.

Die Mehrzahl der eingefangenen Tiere stammte aus einem ungefähr 1 m breiten Wiesenbach mit tonig-lehmigem Untergrund der in 500 m Entfernung parallel zur Limmat, dem Ausfluß des Zürichsees, verläuft, dann aber in nördlicher Richtung umbiegt und mit dem erwähnten Flusse sich in offene Kommunikation setzt (Altstetten).

Als Sammelzeit zeigten sich die Frühlingsmonate als die vorteilhaftesten, da infolge der noch schwach entwickelten Vegetation sowohl im Bachbett selbst, als auch an dessen Ufern der noch gut sichtbare, gelbe Untergrund viel dazu beitrug, die dunklen Tiere erkennen zu lassen. Dies wird während des Sommers und speziell während der Herbstzeit durch die starke Ausbildung von Cyanophyceen am Untergrund und mächtig entwickelten Binsen- und Schilfbeständen bedeutend erschwert.

Nicht selten wurden Haemopistiere außerhalb des Wassers aufgefunden, welche auf der Suche nach Regenwürmern den schlammigen Uferrand durchwühlten. Die gleiche Erscheinung, daß die Tiere für mehrere Stunden ihr flüssiges Aufenthaltsmedium verlassen können, machte sich speziell bei den gefangenen Exemplaren oft in unliebsamer Weise bemerkbar, indem es ihnen gelang, aus einem nicht ganz dicht verschlossenen Behälter zu entfliehen. Da sie nicht imstande waren, ihren Ausgangsort selbständig wieder aufzufinden, so gingen solche Flüchtlinge, wenn

sie längere Zeit unbemerkt bleiben konnten, regelmäßig durch Vertrocknung zugrunde. Dieser Wandertrieb zeigte sich besonders stark, wenn die Tiere in frisches, hartes Wasser gebracht wurden, ferner wenn das Aufenthaltsmedium durch angesammelte Exkretionsstoffe getrübt war, so daß angenommen werden muß, dieser zeitweise Aufenthalt außerhalb des Wassers hänge ohne Zweifel auch mit der damit verbundenen besseren Sauerstoffversorgung zusammen.

Diesem Umstande wurde bei der Haltung der intakten sowohl als auch operierten lebenden Tiere insofern Rechnung getragen, als stets Vallisneria-, Elodea- oder Myriophyllum-Zweige als O-Produzenten den Behältern beigegeben wurden, welche dann das Wasser monatelang in ungetrübtem Zustand erhielten. Nur die operierten Tiere wurden einzeln in runden Glasgefäßen mit ca. 10 cm Durchmesser und einer durchschnittlichen Wasserhöhe von 3 cm aufbewahrt, deren Boden durch einen tonigen feinen Sand bedeckt wurde. Dies war speziell deshalb notwendig, weil die operierten, z. B. eines Saugnapfes beraubten Tiere bei der periodisch wiederkehrenden Häutung oft die größten Schwierigkeiten hatten, sich der losgelösten Cuticula zu entledigen. Da letztere für Bakterienansammlungen sehr geeignet ist, so war es speziell für den operierten Tierkörper von höchster Wichtigkeit, an irgendwelchen Rauhigkeiten die schnell in Zersetzung übergehenden Exuviae abstreifen zu können. Trotzdem zeigten Haemopisstücke, welche keine starken Bewegungen mehr ausführen konnten, sich nicht fähig, diesen kritischen Zeitpunkt zu überstehen, sie erlitten gewissermaßen im eigenen Kleid drinnen einen Erstickungstod.

Die noch intakten Tiere wurden oft längere Zeit zum Zwecke der Akkommodation an ihre neue Umgebung in einem kleineren Aquarium untergebracht, dessen lehmig-sandiger Untergrund eine solch geneigte Lage zeigte, daß ein Teil bis 10 cm über die Wasseroberfläche emporragte und so den Tieren Gelegenheit bot, zu ihrem Aufenthalt außerhalb des Wassers außer die senkrechten Glaswände auch noch diesen der Luft ausgesetzten Sandboden speziell zum Abstreifen der Cuticula zu benützen. In diesem größeren Sammelgefäß zeigte es sich, wie diese Hirudineengattung Haemopis ihren Parasitismus, der die jetzige Körpergestaltung hervorgerufen hatte, sekundär aufgegeben hat zugunsten einer rein räuberischen Lebensweise. Abgesehen davon, daß Regenwurmexemplare mit größeren Körperdimensionen, als das betreffende

Haemopisexemplar sie aufwies, von demselben mit großer Vehemenz in Angriff genommen wurden, fanden sich mehrmals Tiere im Pharynx ihrer eigenen Artgenossen stecken. Es handelt sich dabei nicht um ein Gefressenwerden und eine Zerkleinerung durch die bei Haemopis ohnehin nicht mehr so stark ausgebildeten Kiefer wie bei Hirudo, sondern die Beutestücke werden durch Saugprozeß allmählich in das Darminnere eingezogen, wo sie sofort der Wirkung der scharfen Drüsensekrete ausgesetzt werden. Wird sodann ein solches Exemplar mit Gewalt aus seiner Lage befreit, so zeigen sich die vordersten Ringel durch die verdauenden Magensäfte bereits aufgelöst, während das freigebliebene Hinterende aktive Bewegungen noch auszuführen imstande ist.

Erwähnt sei noch, daß unter den 30 eingefangenen Tieren bloß eines die Spuren einer Verletzung an sich trug; es handelte sich um ein Epidermisreparat an der linken Seite, das sich bis zur hinteren Grenze der vorderen Körperhälfte über 11 Ringel erstreckte und in seinem zentralen Teil noch als dünnes Häutchen das gelblich-graue Parenchym durchschimmern ließ; der Hautmuskelschlauch war an dieser Stelle nicht ausgebildet.

Die am Körper von Haemopis sanguisuga L. vorgenommenen Operationen wurden in der Absicht ausgeführt, die Frage zu beantworten, ob nach Verlust des Saugnapfes oder mehrerer Ringel eine Regeneration dieser Partien stattfindet und welches das Verhalten des hinteren Darmendes an der Wundfläche ist.

Die Mehrzahl der Operationen stellt daher Transversalschnitte dar in der Gegend des hinteren Körperdrittels; daneben wurde auch die Regeneration von Epithelhautmuskelstücken berücksichtigt, ferner wurden Queramputationen am Vorderende vorgenommen.

Da oft die Erfahrung gemacht werden mußte, daß wertvolle Entwicklungsstadien von Wundheilungsprozessen durch den unvorhergesehenen Tod des Tieres für die Fixierung zum Zweck der späteren mikroskopischen Untersuchung verloren gingen, wurden vorsichtshalber Wundflächen zusammen mit einigen Ringeln nach einer bestimmten Zeit abgetrennt und fixiert; es bot sich sodann noch der Vorteil, daß dasselbe Tier zwei-, sogar dreimal für Neubildungsprozesse Verwendung finden konnte.

Von einer Beeinflussung eines Reparationsvorganges am hinteren Ende durch einen gleichzeitig erfolgenden am entgegengesetzten Körperende konnte nichts verspürt werden; dieser Umstand bot daher bei beschränktem Materialvorrat einen Vorteil, da

kräftigere Tiere auf diese Weise gegenüber schwächeren Individuen vollständig zur Ausnützung kamen.

Versuche mittels eines Ligaturverfahrens, wie sie Hirschler an Hirudo medicinalis vorgenommen hat, wurden nur in drei Fällen zur Ausführung gebracht. Sie sind geeignet, den Durchbruch des Darmes in eine proktodäale Einbuchtung durch den künstlich geschaffenen Schluß des Hinterendes hindurch erfolgen zu lassen, sie geben aber nicht Aufschluß, auf welche Weise der mit einer offenen Wunde versehene Hinterkörper eine solche Bresche im eigenen Organismus zu reparieren imstande ist.

Sicher spielt die durch die Versuche von Hirschler festgestellte Tatsache, daß im Hirudineenkörper durch Schaffung einer neuen Analöffnung nach Anbringung eines künstlichen Verschlusses die Weiterführung der Lebensprozesse ermöglicht und die Notwendigkeit des Ersatzes der verloren gegangenen Ringel beseitigt wird, auch für das Verständnis der Ergebnisse der vorliegenden Versuche eine wichtige Rolle. Daneben ist aber ohne Zweifel auch die Begründung nicht außer acht zu lassen, die, wie Weismann und Nusbaum es andeuten, in der Beschaffenheit des Parenchyms und des Hautmuskelschlauches wurzelt. Dadurch wird erstens verständlich, warum tatsächlich die Hirudineen, welche, wie Herpobdella und Glossosiphonia, zum Teil unter dem Geschiebe von fließenden Wässern ihren Aufenthaltsort haben, in der freien Natur höchst selten eine Verletzung aufweisen, und zweitens warum z. B. die mit einer noch gut entwickelten Leibeshöhle versehenen Oligochäten bei Verlust des hinteren Körperendes, das hier weniger spezialisiert erscheint als dasjenige der Egel und deshalb für den übrigen Körper weniger vermißt wird, die Hirudineen puncto Regenerationsfähigkeit bei weitem übertreffen.

Dies ist die Grundlage, auf der die folgenden Beobachtungsergebnisse einer Erklärung sich nähern können: sie ist in erster Linie gegeben durch die mächtige Entwicklung des von einer starken Muskulatur durchsetzten Parenchyms und der damit verbundenen, weit vorgeschrittenen Reduktion des Coeloms.

Diese beiden Organisationsmerkmale finden auch in den Reparationsvorgängen wiederum ihren Ausdruck, obschon, trotz der kleinen Anzahl von operierten Tieren, kein Wundheilungsprozeß beobachtet werden konnte, der bei allen Exemplaren in einheitlicher Weise sich abspielen würde.

Unter den Autoren, welche sich mit den Regenerationserscheinungen bei Oligochäten befaßten, war lange Zeit die Ansicht ver-

breitet, daß bei derselben Spezies der Verlust eines Organes stets auf dieselbe „normale“ Weise behoben werden müßte und sobald ein anderer Regenerationsmodus beobachtet wurde, erhob sich eine lebhafte Diskussion über die Objektivität der gemachten Angaben. Es waren speziell WAGNER und IWANOW, die an Lumbriculus zeigen konnten, daß je nach der durch den Operationsschnitt geschaffenen Disposition ein entsprechender Wundheilungsmodus sich anschließt. Damit war auch die fast zur Hypothese erhobene Ansicht in Frage gestellt, daß beim regenerativen Wachstum ontogenetische Prozesse rekapituliert werden müßten. Man hatte vordem vergessen, daß die Eizelle eine für jede Spezies sehr typische Ausgangsform darstellt, an die sich auch wieder eine durch die phylogenetische Entwicklung stabil gewordene, für jede Art ebenfalls typische Entwicklungsweise anreihen konnten, während durch noch so viele äußerlich gleiche Operationsschnitte nie zwei ganz übereinstimmende Ausgangspunkte gegeben werden für die daran anschließenden Wundheilungsprozesse. Dasselbe gilt auch für die Keimblättertheorie bei der histogenetischen Beschreibung von Regenerationsphasen. Hier haben besonders die Arbeiten von MICHEL, HEPKE, SCHULTZ darauf hingewiesen, daß der geschädigte Organismus sehr oft, z. B. bei der Wiederherstellung von mesodermalen Gebilden, eines Zellmaterials sich bedient, das ontogenetisch nicht von homologen Geweben abstammt, sondern vom Ektoderm, als dem „Regenerationskeimblatt par excellence“, herrührt.

I. Reparationsvorgänge nach Verlust von Stücken des Hautmuskelschlauches.

Die fast knorpelig zähe Beschaffenheit des Haemopiskörpers erlaubt es nicht, auch mit einem sehr scharfen Skalpell unter Wasser genau umschriebene Epithel- und Hautmuskelpartien abzuheben. Es hat sich als vorteilhaft erwiesen, das Tier vor der Operation einige Zeit der Luft auszusetzen; auf diese Weise ist es möglich, die inzwischen etwas angetrocknete Körperoberfläche mit den Händen genau zu fixieren und dem Messer selbst eine sichere Angriffsfläche darzubieten. Alle anderen Methoden, durch Narkose mit Chloralhydrat, Kokain, Alkohol, Chloroformdämpfen Selterwasser das Tier vorerst in eine ruhige Lage zu bringen zeigten die hinderliche Begleiterscheinung einer reichlichen Schleimabsonderung von seiten der ganzen Körperoberfläche, ein Umstand, der beim Schneiden das Ausgleiten des Messers sehr begünstigt. Sodann findet speziell bei Einwirkung von CO_2 eine starke Deh-

nung des Körpers statt, was eine Feststellung von Ringelzahlen sehr erschwert. Eine Schwächung des Tieres durch eine schwache Narkose macht sich allerdings bei Haemopis nicht in dem Maße geltend, wie das bei Herpobdella und Glossosiphonia später noch zu erwähnen der Fall sein wird. Hingegen sind es die angeführten Gründe, warum bei lateralen und sodann auch bei transversalen Schnitten eine etwas angetrocknete Oberfläche weitaus den besten Zustand darstellt, irgendwelche Defekte anzubringen.

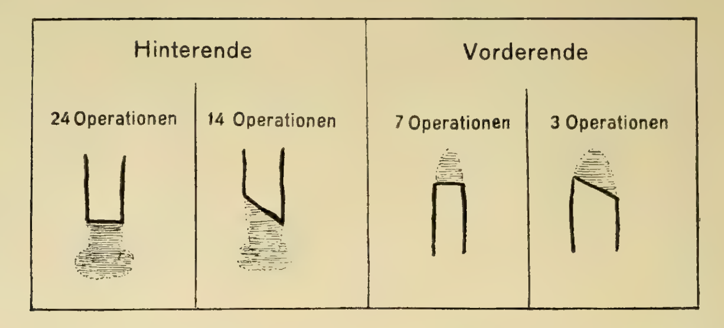
Infolge der innigen Vereinigung des Körperepithels mit der darunterliegenden Ring-, Diagonal- und Längsmuskulatur war eine Lostrennung von Epidermisstücken allein fast immer verbunden mit der gleichzeitigen Verletzung des Hautmuskelschlauches. So wurden fast stets sogenannte Fenster in der Körperwandung angebracht, die höchstens die Länge von 20 Ringeln durchmaßen (vgl. Taf. 13, Fig. 4). Dadurch kam das darunterliegende Parenchym frei nach außen zu liegen und je nach dessen Dicke schimmerten noch Teile des Nephridialapparates und der Darmausbuchtungen durch. Sobald diese letzteren durch einen zu tiefgehenden Schnitt auf die Länge von mehreren Ringeln auch freigelegt wurden, trat stets ein Infektionsprozeß ein, der mit dem Tode des Tieres endigte, da diese Organe infolge der lebhaften Körperbewegungen meistens nicht in ihrer tieferen Lage verblieben, sondern bruchsackartig hervorgedrängt wurden und so den im Wasser stets vorhandenen Keimen eine unverhältnismäßig große Angriffsfläche darboten. Beschränkte sich jedoch die Exstirpation nur auf den Muskelschlauch, so daß die inneren Organe intakt noch von einer Parenchymschicht überdeckt blieben, dann fand im Laufe von 4—6 Stunden eine grauweiß erscheinende Ansammlung von verschiedenen Zellelementen und Bruchstücken von solchen statt, welche einen mechanischen, zwar nur provisorischen Verschluß über der Wundfläche bildeten. Wie die mikroskopische Untersuchung später ergeben hat, sind es besonders kleine rundliche Körperchen, die als Bestandteile des Blutes den Hauptanteil an diesem Gerinnsel bilden. Sodann finden sich neben angeschnittenen Muskelzellen große, kubische, mesenchymatöse Zellkonglomerate, neben denen kleinere, spindelförmige Gebilde sich noch zeigen. Sehr wahrscheinlich sind diese letzteren erst durch aktives Zuwandern aus anderen Zellverbänden hierher gelangt. Da es sich hier lediglich um eine makroskopische Beschreibung handelt, so sollen diese verschiedenen Komponenten bei der histologischen Untersuchung genauer berücksichtigt werden.

Durch die anfänglich meist konvulsiven Bewegungen des operierten Tieres im Untergrund wird einerseits das erwähnte Wundgerinnsel sehr oft mit Sandpartikelchen durchsetzt und sodann ganz weggefegt. Es tritt der durchschnittene Hautmuskelschlauch in scharfen Rändern zutage, welche sich von den darunterliegenden grauen Fibrillen in einer wohl ausgesprochenen Grenze abheben. Diese faserige Masse ist nichts anderes als die an das darunterliegende bräunliche, schwammige Parenchym angrenzende Längsfaserschicht des Muskelschlauches. Nach wenigen Tagen (im Minimum 2—3) beginnt nun diese erwähnte stahlgraue Masse konzentrisch gegen den Mittelpunkt der Wundfläche vorzudringen, die im Parenchym eingebetteten Organe, welche durch den Operationsschnitt freigelegt worden sind, überdeckend (vgl. Taf. 13, Fig. 4). Es hat den Anschein, als würde bei diesem Reparationsvorgang also speziell der Longitudinalfaserschicht des Muskelschlauches eine Haupttätigkeit zufallen, doch hat es sich gezeigt, daß es sich hier nur um ein anfängliches Ausstrahlen handelt, wodurch wahrscheinlich den nachrückenden Epidermiszellen eine Grundlage geschaffen wird; denn stets ist es das Körperepithel, welches zuerst und vielleicht allein (so weit demonstrieren wenigstens die ausgeführten Versuche) die ganze Wundfläche überdeckt.

Stadien von 2 Monaten zeigen noch deutlich durch das neugebildete Epidermishäutchen hindurch das Parenchym. Noch ältere Stufen lassen einen konzentrischen Zuzug von muskulösen Elementen erkennen, doch ist es schwer, auf Grund von fast nur koloristischen Effekten hier genau zu entscheiden; dies bleibt der mikroskopischen Analyse vorbehalten. Sicher spielt der Hautmuskelschlauch beim Wundverschluß von lateralen Defekten lange nicht die große Rolle wie durch seine zusammenziehende Wirkung es z. B. bei Lumbriciden der Fall ist. Er tritt bei Haemopis gegenüber der Epidermis in bezug auf sein reparatives Vermögen stark zurück. Ein vollständiger Ersatz des verloren gegangenen Hautmuskelschlauchstückes konnte makroskopisch nicht beobachtet werden; es hat die spätere histologische Beschreibung darzulegen, in welchem Maße Muskelelemente überhaupt regeneriert werden.

II. Reparationsvorgänge nach Transversalamputationen.

An 31 Haemopisexemplaren wurden 48 Operationen in einer zur Längsachse entweder senkrechten oder schrägen Richtung ausgeführt. Folgende Tabelle gibt die Verteilung der Schnitte auf Vorder- und Hinterende an.



Die im folgenden beigesetzten Ziffern sind die im Gesamtprotokoll stehenden Kontrollzahlen für jedes operierte Haemopisexemplar. Eventuell beigefügte griechische Buchstaben bedeuten nach ihrer Folge im Alphabet (α, β, γ) die am gleichen Individuum (gleiche Kontrollnummer!) vorgenommenen sukzessiven Operationen.

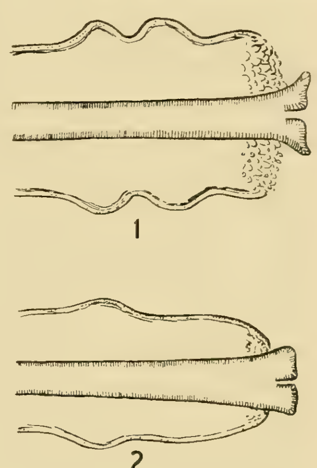
Bei den 37 am Hinterende ausgeführten Amputationen zeigte sich mit Ausnahme von zwei Fällen (260β, 272) kurz nach dem Durchschneiden des Körpers eine Hervorstülpung des Darmrohres, das sich als ein hellrötliches, knospenförmiges Gebilde rosettenartig vorwölbte, in der Mitte ein deutliches Lumen freilassend. Diese Bewegung folgte oft so unmittelbar auf den Operationsschnitt, daß oft der Eindruck erweckt wurde, jener hätte als auslösender Reiz für das Darmrohr, wie für eine gespannte Feder, einen bisher wirksamen Widerstand aufgehoben. Sicherlich deutet dieser Umstand darauf hin, daß der Zusammenhang des Parenchyms mit dem in ihm eingebetteten Darmrohr kein straffer ist, in Übereinstimmung mit der anatomisch festgestellten Tatsache, daß der Darm in einer Medianlakune, als einem Überrest des verdrängten Coeloms, liegt. Auf den durch den Schnitt gegebenen Reiz erfolgt eine Kontraktion der hier im Darm nach innen gelagerten Ringmuskeln und dadurch wird eine Verlängerung des vegetativen Rohres in der Nähe der Wundfläche bewirkt.

Eine analoge Bewegung der zirkulären Fasern im Hautmuskelschlauch hat infolge der engen Verbindung des letzteren mit dem Parenchym keine relative Verschiebung des Körperepithels zur Wundfläche zur Folge. Stets figuriert das mesenchymatöse Füllgewebe als Hemmnis gegenüber Wundschlußbewegungen von seiten des Hautmuskelschlauches, wie sie z. B. bei den Oligochäten so fördernd für die Verkleinerung der Wundfläche sich einstellen. Neben der in der Körperlängsachse erfolgenden Verlängerung und Vorstülpung des Darmrohres über die Schnitt-

ebene hinaus, vollzieht sich noch eine Verkürzung der hier nach außen gelegenen Längsmuskeln; dadurch werden die Schnittränder des Darmes in zentrifugaler Richtung nach außen umgeschlagen und bewirken das wellig-rosettenartige Aussehen derselben schon kurze Zeit nach der Operation.

Dies ist der einzige Umstand, der auf rein mechanische Weise eine konzentrische Verkleinerung der ringförmigen Wundfläche zustande bringt, während der Hautmuskelschlauch erst nach längerer Zeit sich in zentripetaler Richtung über die freiliegenden inneren Organe vorschiebt.

Stadien von 6 Tagen nach der Operation zeigen auf beiden Seiten des hervorgestülpten Darmes, zwischen dem letzteren und dem Hautmuskelschlauch, einen freien Zwischenraum mit den hier vorragenden Darmausstülpungen (vgl. Schema Textfig. 1). Aus diesem Umstand heraus erklärt sich die hohe Infektionsgefahr, der mehr als ein Drittel der operierten Tiere (13) zum Opfer gefallen sind. Es kann hier nicht entschieden werden, in wie weitem Maße die Unfähigkeit, die bei der Häutung losgelöste Cuticula abzuwerfen, beiträgt, das Ableben des operierten Tieres zu beschleunigen. Es hat sich gezeigt, daß kräftige Individuen, die eine Amputation erlitten haben, stets noch imstande sind, sich der gehäuteten Cuticula zu entledigen, die immer von Bakterien erfüllt ist. Es ist deshalb naheliegend, anzunehmen, daß eine schon vorher durch die Wunde erfolgte Infektion den primären Anstoß zum Absterben des Tieres gegeben hat. Obschon an jedem zugrunde gegangenen Exemplar eine unvollständig abgestoßene, jedoch losgelöste Cuticula zu beobachten war, käme dieser letzteren doch höchstens eine beschleunigende Wirkung im Absterben des durch eine frühere Infektion schon geschwächten Tieres zu.



Textfig. 1. Haemopis sanguisuga. Schemata zur relativen Lageverschiebung der Schnittränder von Hautmuskelschlauch und Darmtraktus während des Wundheilungsprozesses.

Wie bei lateralen Verletzungen, so wird auch bei Queramputationen die Wunde von einem grauen Wundgerinnsel überzogen, jedoch meistens nur die seitlich von der Darmausstülpung gelegenen Partien, während die Schnittränder des Darmrohres davon freibleiben.

Taf. 13, Fig. 1, 2, 3 stellen ein Stadium dar, wie es in der Mehrzahl der Fälle nach 1—3 Tagen sich gezeigt hat. Durch die aktiven Bewegungen im Sand ist jedoch frühzeitig das hier angedeutete graue Gerinnsel von der Wundfläche entfernt worden, zu einer Zeit, da der Hautmuskelschlauch in seinem allmählichen, langsamen Vordringen gegen die umgestülpten Darmränder diese letzteren noch nicht erreicht hat. So liegen die an der Wundfläche verletzten Organe 4—6 Tage unbedeckt da.

Bei Wundflächen am Vorderende findet nicht in dem Maße und auch nicht so rasch nach der Operation ein Vordrängen des hier stark muskulösen Darmes resp. Pharynx' statt, wie das am Hinterende der Fall ist. Entsprechend der schwachen Ausbildung des Parenchyms am Vorderende schließt hier der Hautmuskelschlauch mit seinen Rändern eng an die allmählich sich vordrängende Muskelmasse des Darmes an. Da ferner weder Geschlechtsorgane noch solche des Nephridialapparates in den ersten sieben Somiten liegen, so ist hier die verengernde Bewegung der Ringmuskeln des Hautmuskelschlauches eine viel vollständigere, wodurch sehr bald die Wundfläche auf die weißen durchschnittenen Pharynxränder beschränkt wird (vgl. Taf. 13, Fig. 8 u. 9). Eine Ansammlung von Zellelementen zu einem Wundgerinnsel findet nicht statt und der durchschnittene Pharynx vermag sehr weit gegen außen sich zu öffnen. Zu keinem Zeitpunkt nach der Operation wird sein Lumen durch irgendein wundpfropfartiges Gebilde gefüllt. Diese Anordnung bleibt, so weit die Beobachtungen geführt werden konnten, im wesentlichen bestehen: es findet weder eine weitere Vorstülpung des Darmes statt, noch zieht er sich stärker zurück. In zwei Fällen (230 und 267) konnte ein der Funktion des Ansaugens an äußere Gegenstände angepaßter Pharynx konstatiert werden, so daß dieses Reparat auch die Aufnahme von Beutetieren wieder ermöglichte. Äußerlich zeigte sich ein kontinuierlicher Übergang des Körperepithels in das Epithel des Pharynx'; es wird wiederum bei Besprechung der histologischen Untersuchung dieser beiden Tierstücke zu entscheiden sein, wie fest diese Verschmelzung vor sich gegangen ist.

Nicht in so einheitlicher Weise zeigt sich die weitere Gestaltung des ausgestülpten Darmrohres am Hinterende, wo im allgemeinen zwei extreme Ausbildungsweisen der Reparate erscheinen, die durch Übergänge miteinander verbunden sind.

Wie sich aus dem Gesamtprotokoll ergibt, ist bei 31 am Hinterende angebrachten Transversalamputationen (abzüglich 3,

welche sich bloß auf den Saugnapf beziehen, + 3 mit Ligatur) in 29 Fällen der Darm über das Niveau der Wundfläche vorgestülpt worden; in zwei Fällen fand eine flache Einsenkung statt, so daß durch die Kontraktion der zirkulären Fasern des Hautmuskelschlauches die Wundränder in einer scharfen Naht aufeinanderschlossen, nur beim einen Exemplar (272) eine kleine Darmöffnung freilassend (vgl. Taf. 13, Fig. 7). In 10 Fällen sodann fand eine Zurückziehung des Darmrohres statt, so daß die Wundfläche bloß durch eine sekundäre Afteröffnung unterbrochen wurde. Bei Kontr.-Nr. 223 β, 264 α konnte das Endresultat durch vorzeitiges Absterben des Tieres nicht mehr entschieden werden. Bei 17 Exemplaren hingegen verharrte der Darm in seiner vorgedrängten Stellung und bildete sich zu einem Afterkegel aus, dessen Epithel sich in kontinuierliche Verbindung setzte mit demjenigen der Körperoberfläche (vgl. Taf. 13, Fig. 5, 6). Bei Exemplar 224 wurde am distalen Ende des Afterkegels nach 36 Tagen eine dunkle Pigmentierung wahrgenommen, deren Ausdehnung in proximaler Richtung zunahm. Ein solches Afterreparat stellt ohne Zweifel ein stabiles Gebilde dar, mittels dessen das Tier imstande ist, seine Lebensfunktionen, abgesehen von den lokomotorischen, in normaler Weise weiterzuführen. Ein solch erwähntes Anhängsel wies bei gewissen Kontraktionszuständen eine ganz feine Ringelung auf, die jedoch nur mit der Lupe wahrgenommen werden konnte; wäre nicht die Entstehung eines solchen Afterkegels bekannt gewesen, so würde man zur Annahme versucht, eine rötlich gefärbte, stark vaskularisierte Regenerationsknospe vor sich zu sehen.

Zieht man in denjenigen Fällen, wo der Darm vorgestülpt und nachher wieder eingezogen wurde, die Größe der Amputation in Betracht, so wird ersichtlich, daß bei Wegnahme von nur wenigen Ringeln eine größere Tendenz besteht, das anfänglich vorgedrängte Darmrohr wieder zurückzuziehen.

Da es an sich schwierig ist, zu bestimmen, ob bei der relativen Verschiebung des Darmes gegenüber dem Hautmuskelschlauch der Darm es ist, welcher seine Lage in proximaler Richtung verändert oder ob der Hautmuskelschlauch distalwärts sich vorwölbt (der Endeffekt ist derselbe: die Darmausstülpung wird kleiner), so kann nur der Hinweis darauf, daß gegen das hintere Körperende zu die Mächtigkeit des hemmenden Parenchyms abnimmt, einen Entscheid dahin abgeben, daß infolge des angeführten Umstandes die Körperringmuskeln in dieser Region eher imstande

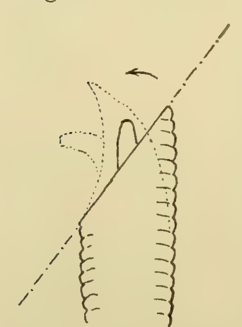
sind, durch Kontraktion die Größe der Wundfläche zu verringern, d. h. die durchschnittenen Ränder des Hautmuskelschlauches den umgestülpten des Darmrohres zu nähern.

Wie eingangs erwähnt, wurde in drei Fällen (266, 267, 268 β) nicht durch einen Schnitt eine offene Wundfläche geschaffen, sondern mittels eines sterilisierten Bindfadens eine Anzahl Ringel am hinteren Ende durch Einschnürung allmählich zur Abtrennung gebracht. Dabei erfolgte keine Verletzung der Oberhaut, ebenso kein Blutverlust, überhaupt keine offene Verwundung und dadurch war auch die Infektionsgefahr sehr stark verringert. Nach mindestens 2 Tagen verlor der abgeschnürte Körperteil, der nur noch durch einen dünnen Stiel mit dem übrigen Tier in Verbindung stand, das Vermögen, sich selbst zu bewegen. Nach ungefähr 6 Tagen (bei Nr. 266 schon nach 48 Stunden) zeigten sich nekrotische Erscheinungen: Die Oberhaut der hinteren Partie löste sich los, nahm ein gallertartig aufgequollenes Aussehen an und verlor gleichzeitig die dunkle Pigmentierung (Entfärbung).

Durch die Bildung eines sekundären Afters, wie auch eines Afterkegels vermag das Tier seine vegetativen Funktionen nach wie vor auszuführen, während durch den Verlust des hinteren Saugnapfes die Bewegungsfähigkeit speziell im spannerartigen Vorwärtsgehen empfindlich gestört ist.

Von 30 operierten Tieren haben sich 33 Reparate ergeben, welche zur Fixierung und zu mikroskopischen Untersuchungen weitergeführt werden konnten. Diese Reparate verteilen sich auf 20 Tiere, da in mehreren Fällen am selben Individuum zwei bis drei Operationen sukzessive vorgenommen werden konnten.

Da es wertvoll ist, ein Wundheilungsstadium so lange als möglich am lebenden Tier zu beobachten, so trat bei diesem Bestreben der Fall ein, daß bei 10 Individuen der Tod sich einstellte, ohne daß es gelang, den genauen Zeitpunkt des Absterbens festzustellen; die bereits eingesetzte histologische Zersetzung machte eine nachfolgende Fixierung illusorisch, oft war es bei diesen 10 Exemplaren auch nicht mehr ratsam, auch nur makroskopisch die Beschaffenheit des Wundverschlusses respektive des Reparates zu beurteilen. Stets war das abgestorbene Tier von seiner losgelösten Epidermis umhüllt.



Skizze von Kontr.-Nr. 262 zeigt, wie der ursprünglich in der

Längsrichtung des Körpers verlaufende Darm in seiner Ausstülpung eine zur schräggeführten Schnittebene beinahe senkrechte Lage einnimmt, die erst sekundär durch eine physiologische Rückdrehung wieder in die ursprüngliche Längsrichtung übergeht. Da bei schräggeführten Schnitten die Wundfläche durch Kontraktion der Ringfasern der angeschnittenen Ringel in eine zur Längrichtung des Tieres fast parallele Lage gedreht wird, so kommt dadurch das herausgestülpte Darmrohr in eine Stellung, welche nicht mehr mit der Längsachse übereinstimmt, sondern mehr einer senkrechten Lage zur gedrehten Schnittfläche sich nähert, wodurch dem äußeren Scheine nach, ohne Berücksichtigung der genetischen Vorstufen ein nach der BARFURTHschen Regel orientiertes Regenerat vorgetäuscht wird.

Bei zwei Haemopis-Exemplaren (229 β, 269 β) sind die durch schräge Schnittführung verletzten Ringel, welche bereits von Infektion befallen waren, abgeschnürt worden, so daß dadurch eine zur Längsachse senkrechte Wunde entstand, die dementsprechend gegen außen auch eine kleinere Fläche bot. Beide Tiere waren noch jung, doch vermochte sich nur das eine (229) durch diese Autotomie vor dem Weiterschreiten der Infektion zu retten, das andere Exemplar (269) ging zugrunde, trotzdem es vermochte, durch eine scharfe Abschnürung die bereits weißlich verfärbte hintere Hälfte von der noch normal aussehenden vorderen zu trennen.

Kontr.-Nr. 262 schnürte 5 Tage nach der Operation, während das Tier auf der Hand gehalten wurde, momentan die hervorgestülpte Darmpartie als hohlen Ring ab, der allerdings nicht wie normale Afterkegel ein rötliches, sondern ein grauweißes Aussehen hatte. Vielleicht handelte es sich auch hier um ein krankes Organ, das zum Wohle des Ganzen abgestoßen wurde.

Da auch kleine Defekte, welche am Saugnapf selbst von ganz jungen Tieren angebracht worden waren, nicht oder nur ganz unvollständig ersetzt wurden, so ergibt sich daraus, hauptsächlich zusammen mit den bereits erwähnten Beobachtungen, daß sich das Regenerationsvermögen von Haemopis nicht auf die Wiederherstellung von verlorenen Ringeln erstreckt, sondern bloß auf die Reparation von Körperepitheldefekten und die Erzeugung eines sekundären, funktionierenden Afters.

Im Anschluß an das folgende Gesamtprotokoll sei vorausgeschickt, daß von der Angabe eines Längenmaßes bei der außerordentlichen Ausdehnungsfähigkeit der Tiere abgesehen wurde. Es erschien zweckmäßig bezüglich des Alters zwei Kategorien aufzustellen, die naturgemäß nicht durch eine scharfe Grenze von-

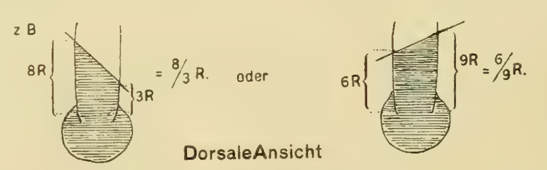
einander geschieden werden, in die aber, bei der praktischen Beurteilung es im allgemeinen nicht schwer fällt, die Tiere einzuordnen.

Es werden einerseits ältere, andererseits jüngere Stadien unterschieden, wobei erstere mindestens eine mittlere Länge von 7 cm besitzen müssen, während es schwierig ist, für die jüngeren Tiere eine obere Grenze anzugeben. Hingegen ist es speziell bei dieser letzteren Kategorie weniger eine bestimmte Länge, sondern vielmehr der ganze Habitus, der beim praktischen Entscheid bald den Ausschlag gibt.

Ein Einfluß des Alterszustandes auf die Geschwindigkeit von Wundheilungsprozessen konnte auf Grund dieser allzu kleinen Anzahl von operierten Tieren nicht verspürt werden.

Von den beigefügten Skizzen sind drei (Kontr.-Nr. 264 *α*, *β*, 260 *α*) mit dem Abbeschen Zeichnungsapparat hergestellt worden, die übrigen ohne denselben meistens mit Hilfe des binokulären Mikroskops, unter genauer Berücksichtigung der natürlichen Größenverhältnisse.

Die Anzahl der Ringel, die bei einem Schnitt senkrecht zur Längsachse des Tieres entfernt wurden, ist durch eine ganze Zahl ausgedrückt. Ein gemeiner Bruch deutet auf einen Schrägschnitt hin, wobei die Zahl der abgeschnittenen Ringel der linken Seite durch den Zähler, diejenige der rechten Seite durch den Nenner angegeben wird:



Nicht aufgenommen in das Protokoll sind die Versuche über Epithelreparationen, sie sind zum Teil an den in der Übersicht aufgeführten Exemplaren, gleichzeitig neben denjenigen über Transversalschnitte ausgeführt worden.

2. **Herpobdella** de Blainville 1818 (= Nephelis Savigny 1820).

Literaturangaben.

Unter den einheimischen Egelformen sind die Vertreter der beiden neuerdings von Johanssen (1910) aufgestellten Arten H. octoculata L. 1758 und H. testacea Sav. 1820 am häufigsten anzutreffen, nicht nur in bezug auf die Zahl der Individuen, sondern auch der Dichte der Aufenthaltsorte. Speziell die erst-

Tabellarische Übersicht der Regenerationsversuche an Haemopis sanguisuga.

× Zutreffendes. o Nicht Zutreffendes.

Kontr.-Nr.	Zahl der amput. Ringel vorn	Zahl der amput. Ringel hinten	Alterskategorie	kontne fixiert werden	Darmausstülpung	D. a. lp. g. zurückgezogen	Afteröffnung	Mundöffnung	Anzahl der Tage zwisch. Operat. u. Tod des Stückes
119	o	7/11	J.	o	×	o	×	—	3
223 α	5	o	J.	×	—	—	—	×	55
— β	o	?/?	—	×	×	?	×	—	1
224	o	12	A.	×	×	o	×	—	81
225 α	10	o	A.	×	—	—	—	×	8
— β	6	o	—	×	—	—	—	×	13
— γ	3/12	o	—	×	—	—	—	×	2
226 α	10/4	o	J.	×	—	—	—	×	8
— β	3	o	—	×	—	—	—	×	13
— γ	o	4	—	×	×	×	×	—	2
227 α	o	2/20	A.	×	×	o	?	—	20
— β	o	6 halbe	—	×	×	o	×	—	38
— γ	o	15	—	o	×	o	×	—	97
228 α	20/4	o	A.	o	—	—	—	×	27
— β	o	Saugn.	—	o	—	—	—	—	6
229 α	o	25/3	J.	o	×	o	×	—	14
— β	o	verletzte R. autotom.	—	×	?	—	?	—	7
— γ	o	10	—	×	×	×	×	—	18
230 α	5	o	J.	×	—	—	—	×	23
— β	o	13/3	—	×	×	×	×	—	2
231	o	4	A.	×	×	×	×	—	261
232 α	o	3	A.	o	×	×	×	—	32
— β	o	3	—	o	×	o	×	—	2
240 α	13	o	J.	o	—	—	—	×	25
— β	o	1/2 Saugn.	—	o	—	—	—	—	25
241	o	16/3	A.	o	×	o	×	—	4
242	o	4	A.	×	×	×	×	—	202
243	o	5	A.	o	×	×	×	—	145
244	o	6	A.	×	×	o	×	—	202
245	o	6/1	A.	o	×	o	×	—	145
260 α	o	3	J.	×	×	o	×	—	50
— β	o	10	—	×	o	—	o	—	42
261	o	14/2	J.	×	×	×	×	—	5
262	o	1/12	A.	×	×	autotomiert o	×	—	20
263	o	12	A.	×	×	o	×	—	5
264 α	o	8/11	A.	×	×	?	×	—	1
— β	o	4	—	×	×	×	×	—	74
— γ	o	10	—	o	×	o	×	—	1
265	o	12	A.	o	×	o	×	—	5
266	o	10 Ligat.	J.	×	×	o	×	—	95
267 α	o	13 Ligat.	A.	×	×	o	×	—	18
— β	3	o	—	×	—	—	—	×	17
268 α	o	4	A.	×	×	o	×	—	18
— β	o	4 Ligat.	—	o	—	—	—	—	?
— γ	12	—	A.	×	—	—	—	×	47
— δ	— lateral —		—	×	—	—	—	—	52
269 α	o	ca. 34/12	J.	o	×	o	?	—	17
— β	o	3 autotom.	—	o	?	?	?	—	?
270 α	o	1/2 Saugn.	J.	o	—	—	—	—	25
— β	o	10/2	—	×	×	o.	×	—	30
271	o	Saugn.	J.	×	—	—	—	—	8
272	o	24	J.	o	o	—	—	—	8

genannte Spezies bietet durch ihre verschiedenen Lokalvarietäten und Übergangsformen zwischen den extremen Typen (H. octoculata L. var. atomaria und var. pallida) eine erstaunliche Mannigfaltigkeit dar. Obschon diese Tiere sowohl in stehenden als auch fließenden Gewässern ihren Aufenthalt haben, so ist derselbe doch an zwei Bedingungen eng geknüpft: An die Form des Untergrundes (Steine, eventuell große Blätter) einerseits und die Beschaffenheit des Wassers (Kalkarmut) andererseits.

So konnte ich mir erklären, weshalb ich auf den zum Zweck der Gewinnung von Material unternommenen Exkursionen an Orten, wo geeigneter Untergrund vorhanden war (wie z. B. in den Bächen, die in der Umgebung von Zürich von den Abhängen der Pfannenstielkette in Seebecken sich ergießen), infolge der Härte (Kalkreichtum) des Wassers gar keine Herpobdelliden fand und ebenso im egelreichen Zürichsee solche vermißt wurden an Orten, wo das Ufer ohne flache Steine, die den Tieren Schutz gewähren, im Sande ausläuft.

Beide erwähnten Arten sind in den im folgenden besprochenen Versuchen verwendet worden. Da der, hauptsächlich durch die Lage der Geschlechtsöffnungen gegebene Artunterschied (die Geschlechtsöffnungen sind bei H. octoculata durch $2^1/_2$—3 Ringel, bei H. testacea durch deren 4 getrennt), nach JOHANNSEN infolge von „Ausnahmen", die wahrscheinlich durch Bastardierungen zustande kommen, auch heute noch keine sichere Abgrenzung zwischen Herp. octoculata und Herp. testacea zuläßt, so mußte der Gedanke in den Hintergrund gedrängt werden, einen Unterschied im Reparationsvermögen dieser beiden Arten zu ermitteln. Es erstrecken sich somit die folgenden Resultate ohne Berücksichtigung einer Trennung in fast gleicher Weise auf die beiden genannten Spezies.

Infolge der Verschiedenartigkeit der Taxationen, durch welche die einzelnen unterscheidenden Merkmale bei den verschiedenen Autoren zu Artkennzeichen erhoben worden sind, existiert auch in der einschlägigen Literatur eine Unmenge von Speziesbezeichnungen, die zu synonymisieren oft recht schwer, wenn nicht gerade unmöglich ist. Es muß bei der Berücksichtigung der spärlichen Arbeiten, die sich mit dem Regenerationsvermögen der Herpobdelliden befassen, ganz davon abgesehen werden, inwieweit die in Betracht kommenden Arten miteinander identifiziert werden können. Es ist dies sicher ein Mangel, den zu beheben aber über den Rahmen der vorliegenden Arbeit gehen würde.

Obschon MOQUIN-TANDON (27) bei der Erwähnung seiner

negativ verlaufenen Versuche, betreffend das Regenerationsvermögen der Hirudineen, keine Artangaben macht, so ist es doch höchst wahrscheinlich, daß er sich nicht nur auf Vertreter der Gnathobdelliden, sondern auch der ihm ebenso bekannten und viel häufiger vorkommenden Herpobdelliden stützt.

Erst 1903 finden wir eine kurze diesbezügliche Bemerkung, die sich mit Sicherheit auf unsere Gattung Herpobdella bezieht. SCHULTZ, dessen Gedanken von der primären Natur des Regenerationsvermögens bei Haemopis Erwähnung fand, sucht in einer Veröffentlichung über Regenerationserscheinungen bei Phoronis Mülleri, S. 392 darzulegen, daß auch Tiere wie die Hirudineen, die bis jetzt als regenerationsunfähig galten, nicht potentiell, sondern nur infolge von zufälligen Hindernissen ein solches Unvermögen gezeigt haben und daß es Herrn SUSSLOFF am dortigen Laboratorium (St. Petersburg) gelungen sei, bei Nephelis Regeneration des Hinterendes hervorzurufen. Diese ganz fragmentarische Bemerkung gibt keinen Aufschluß über die Größe und Art und Weise der Versuchsanordnung, des verwendeten Materials und den genauen Umfang der definitiven Resultate. Es ist nicht erklärlich, warum SUSSLOFF seine gewiß wichtig genug erscheinenden Ergebnisse nicht selbst veröffentlicht hat, denn auf Grund dieser obigen Mitteilung allein das Regenerationsvermögen der Hirudineen höher taxieren zu wollen, wäre wohl noch zu gewagt und vermöchte nicht jeglichen Zweifel über die Objektivität der ganzen Beweisführung auszuschließen.

1904 macht MEYER in seiner früher schon erwähnten Arbeit Angaben über seine Ergebnisse hinsichtlich der Reparationsprozesse bei Nephelis vulgaris M. Td.

Nachdem dem Körperrand einzelner Tiere halbmondförmige Epithelstücke entnommen worden waren, stellte sich nach 47 Stunden bereits ein vollständiges, über die Wundfläche verlaufendes Epithelreparat ein, unter dessen Schutz die Neubildung von Bindegewebsschichten vor sich ging. Durch „quere Durchtrennungen" wurden ferner Versuchstieren Hinterstücke von verschiedener Länge abgeschnitten. (Wir vermissen eine Angabe von Ringelzahlen und der Größe des verwendeten lebenden Materials.) Der Autor scheint bei allen Tieren den nämlichen Reparationsmodus beobachtet zu haben. Da diejenigen Hinterstücke, welche nur den Mittelkörper und die Analregion oder auch nur letztere allein umfaßten, nach längstens 14 Tagen eingingen, so verblieben zur weiteren Beobachtung nur die vorderen Teilstücke. Es fand wenige

Minuten nach der Durchtrennung ein Einbiegen der Epithelränder statt; „die Längsmuskeln ziehen mit dem periviszeralen Bindegewebe die inneren Organe von der Schnittfläche hinweg und begünstigen auf diese Weise die Kontraktion der Ringmuskulatur in der Nähe des Wundrandes“. Allerdings werden die nicht ganz zusammenschließenden Epithelränder erst nach Monaten durch eine neugebildete Oberhaut miteinander verbunden. Merkwürdigerweise beobachtete MEYER, daß trotz des Fehlens des hinteren Saugnapfes, welcher auch späterhin nicht ersetzt wurde, eine Ortsveränderung durch spannerartiges Kriechen vom Tier ausgeführt wurde. Eine Wiederherstellung von verlorengegangenen Segmenten fand weder in der Kopf- noch Analregion statt. Aus der Leichtigkeit, mit welcher die Tiere eine quere Durchtrennung überstehen und der Schnelligkeit, mit der die Wundheilung erfolgt, zieht MEYER den Schluß, daß ein Verlust von Segmenten in der freien Natur die Egel nicht selten treffen möge. Die große Reparationsfähigkeit des Körperepithels sowie der schnelle Ersatz von Bindegewebe müsse ebenfalls als Folge der leichten Verletzbarkeit aufgefaßt werden.

Sodann wurden mit einer an einem Ende geschärften Hohlsonde dem Körper der Versuchstiere durch dorso-ventral gerichteten Druck zylinderförmige Stücke von $1^1/_2$—2 mm Durchmesser entnommen. Dadurch entstanden Verletzungen sowohl des Epithels und des Bindegewebes, wie auch der Muskulatur und der inneren Organe. Gleich nach der Operation beobachtete MEYER eine reichliche Ansammlung von Schleimmassen, die er als Sekrete der zahlreich in die Haut eingelagerten LEYDIGschen Drüsen bezeichnet. Dadurch kommt ein erster provisorischer Wundverschluß zustande. Die Wundränder krümmen sich einwärts, ebenso werden der Wunde zunächst gelegene Längsmuskelfasern als Füllungsmittel an die Wundstelle gezerrt.

Obschon allmählich eine total regenerierte Epidermisdecke die ursprüngliche Wundfläche überzieht, so kennzeichnet selbst nach einigen Monaten eine Einsenkung der Körperoberfläche die vormalige Verwundungsstelle und dadurch auch die nur in geringem Maße vor sich gegangene Neubildung von Bindegewebe.

Erwähnt sollen noch werden die Beobachtungen MEYERS über das Verhalten der Darmschnittränder an der Wundfläche, da sie sich größtenteils im Gegensatz befinden zu den eigenen Beobachtungen. Ein Hervortreten des Darmes über die Schnittfläche findet nach MEYER nicht statt, da die Schnittränder des

ein wenig retrahierten Darmes durch Kontraktion der Körperringmuskeln bald nach der Durchtrennung einander soweit genähert werden, daß eine „Verklebung“ erfolgte. Sodann lagert sich zwischen die Darmränder und das die Wundfläche überziehende neue Epithel eine Schicht mesodermalen Gewebes. MEYER schreibt den Zusammenschluß der Darmschnittränder nicht der nur schwach entwickelten Darmmuskularis, sondern der kräftigeren Körpermuskulatur zu. Ein sekundärer Durchbruch des Darmes nach außen und eine damit verbundene sekundäre Afterbildung wurde nicht beobachtet, ebenso nicht der Ersatz von amputierten Kopfsegmenten.

Dies ist die erste und bis jetzt einzige Arbeit, welche auf etwas breiterer Basis die Reparationsprozesse bei Herpobdelliden berücksichtigt.

1905 erschien die schon erwähnte Arbeit von NUSBAUM über die Regeneration der Polychäten, in welcher mitgeteilt wird, daß Nephelis-Exemplare, welche in derselben Weise wie Aulastomum operiert worden waren, nach 7 Wochen noch keinen Wundverschluß zeigten. Weiter läßt sich der betreffende Autor nicht über seine Resultate aus.

Ebenso kurz sind Angaben, welche 1908 HIRSCHLER macht über Neubildungsprozesse bei einigen Nephelisspezies, an denen er das schon bei Hirudo medicinales erwähnte Ligaturverfahren in Anwendung brachte. Die daran sich anschließenden Reaktionen stimmen im wesentlichen mit den früher besprochenen Beobachtungen dieses Autors überein: „Es kommt zu einem Wundverschluß, das Regenerationsgewebe hingegen ist bei Nephelis schwächer entwickelt als in den entsprechenden Stadien bei Hirudo.“

Der Vollständigkeit halber sei hier noch einer Arbeit gedacht, die leider keine eingehenden Versuchsangaben enthält. BLEDOWSKI, R. berichtet 1912 über die Regulationsfähigkeit bei Herpobdella (Nephelis) octoculata, daß trotz des Fehlens von vollständigen Regeneraten doch eine große Widerstandsfähigkeit gegen alle operativen Eingriffe und eine große oft nur in wenigen Segmenten lokalisierte Lebenspotenz bei dieser Art vorhanden sei. Der Autor beobachtet ferner einen Regulationsrhythmus in Abhängigkeit von Jahreszeit und Alter des Tieres. Genauere Angaben über die Versuchsanordnung standen mir von dieser Arbeit nicht zur Verfügung.

Es ist nicht schwer zu erkennen, daß auf Grund dieser spärlichen Erfahrungstatsachen keine weitgehende Diskussion über das

Regenerationsvermogen des Herpobdelliden sich entwickeln kann. Den Versuchen von Nusbaum, Hirschler und Meyer mit negativen Ergebnissen bezüglich der Regeneration von ganzen Segmenten steht die Erwähnung von Schultz über Susslofs positive Versuche gegenüber, die aber infolge ihrer Unvollständigkeit der Mitteilung nicht als gleichwertiges Resultat den anderen entgegengestellt werden darf.

So liegt den folgenden Ausführungen die Absicht zugrunde, beizutragen, die hier noch vorhandene Lücke ausfüllen zu helfen.

Eigene Untersuchungen.

Infolge der größeren Materialfülle und der kleineren Raumbeanspruchung der Herpobdelliden gegenüber den Gnathobdelliden konnten die an den beiden eingangs erwähnten Arten ausgeführten Versuche auch in größerem Umfange vorgenommen werden als dies bei Haemopis der Fall war. Es wurden über 1000 Tiere speziell auf etwelche Anomalien hin untersucht, mehr als 600 davon einer Operation (Amputation von einer Anzahl Ringel, Einschnitte, laterale Epidermisabhebungen) unterzogen. Es wurde jedoch ein relativ kleiner Teil, ungefähr 180 Stück, mit einer individuellen Kontrollnummer versehen und im ferneren auch einzeln aufbewahrt. Da es sich nämlich zeigte, daß die Sterblichkeit von Herpobdella nach der Operation größer ist als bei Haemopis, so kamen viele der schon einzeln protokollierten Tiere wieder in Wegfall und die bei ihnen vorgenommenen Operationen mußten an neuen Exemplaren wiederum vorgenommen werden, was für die Übersicht der sämtlichen Versuche eher hemmend wirkte. So wurde neben diesen Einzelversuchen, die speziell für die makroskopische Beobachtung des Fortschreitens der Wundheilungsprozesse notwendig waren, eine zweite Art von Versuchen eingeführt, die gestattete, operiertes Material für die mikroskopische Untersuchung zu gewinnen, so, daß aufeinanderfolgende Etappen von Reparationsvorgängen, die in bezug auf die nach der Operation verstrichene Zeit in einer progressiven Reihe sich befanden, lückenlos sich aneinander reihten. Es wurde bei einer bestimmten Anzahl, z. B. 10—20 Exemplaren, die annähernd im selben Alterszustand waren, möglichst die gleiche Operation ausgeführt und diese ganze „Kolonie“ mit einem Buchstaben bezeichnet. Wenn nun durch irgendwelche Umstände mehrere Exemplare einer solchen Gesellschaft zugrunde gingen, so war noch immer die Möglichkeit vorhanden, durch einen oder wenige Vertreter ein Wund-

heilungsstadium zu dieser Operationsart zu präsentieren. Erst diese zur Fixierung gelangten Tiere wurden mit einer individuellen Nummer versehen. Wurden nun ganze Reihen solcher Kolonien nebeneinander gehalten, so war es möglich, Wundheilungsstadien zu derselben Operationsart von verschiedenem Alter für die mikroskopische Untersuchung zu gewinnen.

Obschon zu dieser Art der Verwendung viel Material gleichzeitig notwendig war, so wurde diese Schwierigkeit infolge der kleinen Körperdimensionen wenigstens räumlich bedeutend verringert.

Als Sammelzeit eigneten sich weitaus am besten die Herbst- und ersten Wintermonate. Erstens erlaubt der niedere Wasserstand der Flüsse zu dieser Zeit am ehesten, in dem nur mit wenig Wasser überdeckten Geschiebematerial Nachschau zu halten. Besonders von der direkten Strömung abseits liegende Buchten erwiesen sich für den Fang sehr günstig, da hier oft Gesellschaften von mehr als 10 Tieren zusammen mit Dendrocoelum lacteum auf der Unterseite flacher Steine aufgefunden wurden. Sodann ist der Ernährungszustand der zu dieser Zeit eingefangenen Tiere vorteilhafter gegenüber demjenigen nach der Winterruhe. Dieser Umstand ist speziell bei Tieren, die später in der Gefangenschaft infolge der durch die Operation erlittenen Defekte nicht mehr fähig sind, Nahrung aufzunehmen, von nicht zu unterschätzender Bedeutung. Es hat sich ferner gezeigt, daß das Ernähren der gefangen gehaltenen Herpobdelliden mit schwierigen Nebenständen verbunden sein kann. Gibt man dem Kulturgefäß, in welchem sich die Tiere aufhalten, einige Limnaeenexemplare bei, so werden diese letzteren bald von den Egeln in Angriff genommen, angesaugt und getötet, ohne daß dadurch der ganze Schneckenkörper aufgezehrt würde. Die aus den Gehäusen herausfaulenden Überreste führten bald eine selbst für die Egel tödlich wirkende Verschlechterung des Wassers herbei, so daß in einigen Fällen ein Massentod unter den Egeln eintrat. Es erwies sich deshalb in der Folge als vorteilhafter, die eingefangenen Tiere ohne Nahrung zu halten und dafür auf einen guten Ernährungszustand beim Einsammeln bedacht zu sein. Sie wurden nicht sofort zur Operation verwendet, sondern in größeren Sammelgefäßen untergebracht, um während der für das Einsammeln ungünstigen Frühlings- und Sommermonate einen hinreichenden Vorrat abzugeben.

Es bot sich hierbei Gelegenheit, die Entwicklung der Eier zu verfolgen, die in den an den Glaswänden abgelegten Kokons

vorhanden waren und Methoden für die Verwendung von jungem Material auszuprüfen.

Während bei Herpobdella der Materialvorrat keine Schwierigkeiten bereitet, so ist dies der Fall bei der Lebendaufbewahrung der operierten Tiere. Verschiedene Methoden, welche vom theoretischen Standpunkte aus Erfolg zu zeigen versprachen, mußten wieder fallen gelassen werden.

So wurden zum Zweck einer guten Isolierung und Übersicht operierte Tiere anfänglich in Reagenzgläser gebracht, welche am offenen Ende mit Gaze verschlossen, einen freien Wasseraustausch gestatteten. Die darin aufbewahrten operierten Tiere zeigten jedoch bald eine Menge Infektionserscheinungen, welche oft in erstaunlich kurzer Zeit den Tod von vielen Tieren nach sich zogen. Sodann wurden die Gefäße größer gewählt und mit Algen und Elodeapflänzchen beschickt. Ferner wurden weite Glaszylinder, welche an beiden Seiten offen, d. h. nur mit Gaze verschlossen waren, in fließendes Wasser gehängt. aber auch auf diese Weise wurden nicht die gewünschten Resultate erzielt.

Ferner wurde der Versuch mit einer künstlichen Durchlüftungsanlage gemacht, welche die in eckigen Metallkästchen lebenden Tiere von unten her durch ein Sieb hindurch stets mit frischem Sauerstoff versah. Die ganze Anordnungsweise wurde mir in äußerst entgegenkommender Weise von Herrn Dr. M. Küpfer, Assistent am hiesigen zoologischen Laboratorium, bekanntgegeben. Ihm an dieser Stelle sowohl für die Überlassung des Durchlüftungsapparates, als auch für das Interesse, welches er speziell bei der mikrotechnischen Behandlung dem Fortschreiten meiner Arbeit stets entgegenbrachte, meinen wärmsten Dank auszusprechen, sei mir hier als angenehme Pflicht vergönnt.

Leider sollten auch diese Versuche nicht imstande sein, das Leben der operierten Tiere zu unterhalten; es traten direkt Vergiftungserscheinungen auf, jedoch wahrscheinlich nicht durch den Sauerstoffreichtum des Wassers, sondern durch sekundär schädliche Wirkungen der Messingkästchen hervorgerufen.

Es zeigte sich endlich, daß Trinkgläser ohne Fuß mit sehr wenig Wasserinhalt und einem Bodenbelag von grobem Sand die besten Resultate lieferten. Die reinigende Wirkung der Sandpartikelchen wurde unterstützt durch ein Blatt reinen Filtrierpapieres; dieses letztere wurde in einer Größe, die den Querschnitt des Glases um ein weniges übertraf, in dasselbe hinuntergestülpt, so, daß das Papier in seinem zentralen Teil die

Sandschicht berührte, an seiner Peripherie den Wänden des Glases entlang empor stand. Die über dem Sand und Fließpapier liegende Wasserschicht war ungefähr 2 cm hoch. Die operierten Tiere selbst befanden sich zwischen Sand und Filtrierpapier eingeschlossen, fanden aber in der Sandschicht genügend Bewegungsfreiheit und auch die nötige rauhe Oberfläche, um von Zeit zu Zeit die gelöste Cuticula abzustreifen. Das ganze Gefäß wurde vor Staub und Verdunstung durch eine Glasplatte geschützt. In solchen Behältern blieben die Tiere wochenlang nach der Operation von Infektion verschont und benötigten bloß alle 8—14 Tage Wasser- und Papierwechsel. Große gelbe Flecken auf der Unterseite des alten Filtrierpapieres zeigten die abgeschiedenen Exkretionsstoffe an, welche auf diese Weise gesammelt wurden und das Wasser selbst nicht verunreinigten. Bei dieser im Prinzip äußerst einfachen Methode spielt die große Absorptionsfläche des Filtrierpapieres und auch der Sandschicht die wichtigste Rolle. Herpobdellidenexemplare, deren mittlere Körperlänge unter 1 cm lag, wurden in entsprechend kleineren, aber in gleicher Weise eingerichteten Behältern gehalten.

Da die jungen Tiere bei ihrer im Kokon 3—4 Wochen dauernden Entwicklung allmählich eine spiralig aufgerollte Lage einnehmen, so ist ihre Größe beim Eintritt in das freie Wasser, die gewöhnlich zwischen 6—9 mm schwankt, eine im Verhältnis zur Kokonhülle (3—5 mm) schon beträchtliche. Es war deshalb möglich, Embryonen aus ihrer gemeinsamen Chitinkapsel herauszupräparieren, deren Größe für eine makroskopische Operation gerade noch als genügend sich erwies.

Diese jungen Tiere wurden sodann, wenn sie es nicht selbständig taten, in das nährende Eiweißmedium des Kokons zurückverlegt, wodurch die Weiterentwicklung unter viel günstigeren Faktoren vor sich gehen konnte, als wenn diese Embryonen nach der Operation im reinem Wasser zu leben gezwungen worden wären.

Die schlechten Resultate, welche bei Haemopis mit den erwähnten Narkotika vor der Operation gemacht wurden, traten bei Herpobdella noch in erhöhtem Maße zutage. Neben der für die Schnittführung lästigen Schleimabsonderung wurden die Tiere auch durch eine geringe Betäubung doch so stark geschwächt, daß die Folgen nach dem Verbringen in reines Wasser in der viel kleineren Resistenzkraft sich deutlich spürbar machten.

Am besten konnten die Operationen mit einem scharfen Skalpell ausgeführt werden, nachdem die Körperoberfläche der

Tiere auf einer Fließpapierunterlage ein wenig angetrocknet worden war; es ergab sich dabei eine für das Schneiden viel günstigere Konsistenz als beim Aufenthalt der Tiere im Wasser, wo überdies die raschen Bewegungen hinderlich wurden. Besonders bei ganz kleinen Tieren schien dies die einzig mögliche Methode zu sein, welche den Körper selbst so gut wie gar nicht schädlich zu beeinflussen imstande war.

Unter den in der freien Natur eingefangenen Tieren wurde keines entdeckt, dem der Saugnapf oder gar mehrere Ringel gefehlt hätten; hingegen zeigten sich bei 9 Exemplaren deutliche Spuren einer früheren Epidermisverletzung, wobei auch die darunterliegenden Hautmuskel- und Parenchymschichten in Mitleidenschaft gezogen worden waren. In fünf Fällen waren die Spuren auf der dorsalen Seite zu finden, in vier Fällen lagen sie mehr lateral. Stets bezeichnete die leichte Einsenkung der neugebildeten, die Ringelgrenzen nur schwach andeutenden Epidermis eine unvollkommene Regeneration der tiefer liegenden Gewebsschichten.

Da die Herpobdelliden unter dem Geschiebematerial von Flüssen sich vorfinden, die während eines Teils des Jahres stark Hochwasser führen, wobei dieses Geschiebe selbst in eine rollende Bewegung versetzt wird, so kann der Grund, daß trotzdem keine Exemplare mit fehlenden Ringeln gefunden wurden, nur in derzähen Beschaffenheit des Körpers, insbesondere des Parenchyms gesucht werden.

An den in Gefangenschaft gehaltenen Tieren wurden keine Herpobdellidenfeinde beobachtet, die als sichere Urheber solcher Epidermisverletzungen in Betracht kommen könnten. Meyer spricht betreff Cyprididen die Behauptung aus, daß diese kleinen Kruster als Parasiten selbst großen Egelformen nicht unbeträchtliche Wunden beizubringen imstande seien, „an einer Hirudo medicinalis fand sich im III. Segment auf der dorsalen Seite, eine frische Wunde von 5 mm Länge, $2\frac{1}{2}$ mm Breite und $1\frac{1}{2}$ mm Tiefe vor, in welcher sich Cyprididen in großer Menge angesammelt hatten. Die Verletzung reichte bis in das subepidermale Bindegewebe hinab. Bald nach der Entfernung der kleinen Krebse zeigte die Wunde Tendenz zur Heilung“.

An operierten Herpobdelliden, speziell jüngeren Formen, wurden öfters Rotatorien, stets in großer Menge, angetroffen, so daß der Schluß, daß diese Tiere direkt oder indirekt vermittelst Bakterien aus der Wunde irgendwelche Nahrungsstoffe beziehen, recht aufdringend war.

Bei Herpobdelliden, welche längere Zeit ohne Nahrung im Sammelgefäß gehalten worden waren, wurde mehreremals der Fall beobachtet, daß Tiere den Körper von ihresgleichen im Darme stecken hatten, so daß noch ein Teil von jenem unversehrt nach außen schaute, während das eingezogene Ende bereits einer Histolyse durch die Verdauungssäfte unterworfen worden war.

Diese Erscheinung zusammen mit den noch zu erwähnenden pathologischen Befunden zeigt, daß bei den Hirudineen den einzelnen Körperregionen mit Ausnahme der stark spezialisierten Endabschnitte, noch eine gewisse homonome Selbständigkeit zukommt. Der Zerfall der einen von jenen bedingt noch nicht ohne weiteres den Tod des ganzen Tieres; wenn derselbe in der Mehrzahl der Fälle doch eintritt, so ist das eine Folge von fortschreitenden Infektionserkrankungen. Vermag jedoch der Organismus durch einen Wundverschluß, wie das gewöhnlich nach künstlichen Amputationen der Fall ist, den Eintritt von schädlichen Keimen zu verhindern, so wird dadurch verständlich, wie ein solcher an sich gesunder Körperteil auch isoliert weiterzuleben imstande ist, ohne den verloren gegangenen Endapparat ersetzen zu müssen.

Bei vier Individuen, welche noch nicht operiert waren, zeigten sich Infektionsherde, deren der Körper durch Abschnürung loszuwerden suchte. Im ersten Fall hatte sich rings um den Körper, unmittelbar hinter dessen Mitte eine weiße, pilzartige Einschnürung gebildet, in der sich die sonst gut sichtbaren pulsierenden Seitengefäße vorn und hinten verloren. Das nunmehr isolierte Tier zeigte im Verlauf von mehreren Tagen eine immer stärker werdende Starrheit des hinteren Körperteiles, die sich später auch nach vorn ausbreitete und den Tod des Tieres nach sich zog. In zwei anderen Fällen unterschieden sich ebenfalls infolge einer lokalen Infektion zirka zwei Fünftel des ganzen Körpers durch ihre weißliche Färbung und schlaffe Haltung haarscharf von dem noch gesunden, rötlich erscheinenden Hinterkörper, der die aktive Bewegungsfähigkeit noch in vollem Masse besaß. Durch Fixierung wurden diese Tiere für eine mikroskopische Untersuchung geeignet gemacht. Bei einem vierten Exemplar wurde das hintere Körperdrittel als weißliches Anhängsel, unfähig selbst Bewegungen auszuführen, von dem vorderen gesunden Körperteil nachgeschleppt. Beide Teile wurden durch eine halsartige Verengerung miteinander verbunden. Das hintere Stück hatte infolge seines weißen, gefältelten Habitus' das Aussehen eines Dendrocoelumkörpers. Im hintern Teil des gesunden, vorderen Abschnittes bildete sich sodann

innerhalb von 2 Tagen eine glashelle Auftreibung, worauf das Tier fixiert wurde.

Die operativen Eingriffe wurden, wie schon erwähnt, zum Teil in Einzelversuchen, zum Teil in ganzen Gruppen von Versuchen ausgeführt. Da bei den ersteren die oben genannten Haltungsbedingungen anfänglich ausprobiert werden mußten, so erscheinen die Resultate dieser Einzelversuche, bei denen jedes Tier noch seine individuelle Kontrollnummer besaß, bedeutend gekürzt im Vergleich zur Menge des verwendeten Materials und zum mindesten in ihrer Deutung weniger durchsichtig als die analogen späteren Kollektivversuche, die speziell nach der Einführung der „Sandfiltrierpapier“-Methode ältere Wundheilungsstadien ergaben.

In den Einzelversuchen (Kontr.-Nr. 50—125 und f 1—f 60, ausgenommen Kontr.-Nr. 101, 102, 103, 118, 119, welche sich auf andere Gattungen beziehen und Kontr.-Nr. 84, 96, 105, welche während der Narkose zugrunde gingen), wurden an 137 Tieren mittlerer Größe (25—50 mm) 142 Operationen vorgenommen. Von diesen letztern stellen 15 lediglich Amputationen der augentragenden Ringel, welche zu den ersten fünf Somiten gehören, dar. Sie sollen im Zusammenhang mit den speziellen Versuchen über Augenamputationen berücksichtigt werden. Da vielfach in den Sommermonaten nicht nur die Wundfläche, sondern das ganze Tier ein weißliches Aussehen, verbunden mit einer Starrheit des Körpers, annahm, so wurde in solchen Fällen, wegen der vorgeschrittenen Zersetzung der Gewebe von einer Fixierung abgesehen. Von den 142 Wundflächen konnten 36 zu weiterer Untersuchung nicht mehr Verwendung finden, während in 106 Fällen eine Fixierung vorgenommen wurde, obschon auch unter diesen letzeren sich Tiere befanden, die im Zeitpunkt der Fixierung schon abgestorben waren, aber durch ihr frisches Aussehen anzeigten, daß der Moment des Ablebens nur sehr kurze Zeit zurück lag. In solchen Fällen war zum mindesten eine mikroskopische Durchsicht mit einer stark vergrößernden Lupe noch sehr günstig.

In den Einzelversuchen 50—125, die zunächst hier in Betracht fallen sollen (ausgenommen die acht oben genannten Kontrollnummern), wurden 11 Exemplaren Teile des Saugnapfes weggeschnitten. In neun Fällen konnten Ausheilungsprozesse während 9—47 Tagen beobachtet werden. Ein Ersatz des verloren gegangenen Saugnapfstückes trat bei keinem Tier ein. Betraf der Schnitt eine laterale Partie des Saugnapfes, so trat, wahrscheinlich infolge des

Gebrauches des stehengebliebenen Saugnapfrestes und der stärkeren Inanspruchnahme, eine physiologische Drehung in der Richtung gegen das durch die Amputation verloren gegangene Stück ein. Die Muskulatur des Saugnapfes stellt ein so stark spezialisiertes Organsystem dar, daß auch ganz minimale Defekte nach Monatsfrist noch deutlich wahrzunehmen sind. Selbst wenn eine solche Beobachtung nicht mehr gemacht werden könnte, so wäre infolge der Kleinheit der Amputation der Schluß nur auf Grund der makroskopischen Beobachtung nicht ohne weiteres gerechtfertigt, daß eine wirkliche Regeneration, verbunden mit Zellteilungen, eingesetzt hätte. Eine Formveränderung eines so plastischen Körperteils, wie der Saugnapf ihn darstellt, bei überdies sehr kleinen Ausschnitten, mit Sicherheit von einer eigentlichen Gewebevermehrung zu unterscheiden, ist makroskopisch nicht durchführbar. Kann jedoch, wie das z. B. bei Kontr.-Nr. 83 nach 4 Wochen Verlauf der Fall ist, noch ein deutliches Fehlen des fraglicheu Organteils beobachtet werden, so liegt in diesem Fall der Muskulatur des Saugnapfes eine äußerst geringe, wenn nicht gar keine Proliferationsfähigkeit inne. Ein in der Medianebene von hinten her durch die distale Hälfte des Saugnapfes ausgeführter Einschnitt erschien nach 3 Wochen (Kontr.-Nr. 86) insofern wieder repariert, als die Wundränder verwachsen waren. Auf der dorsalen Seite war keine Spur des früheren Defektes mehr angedeutet, wohl aber durch eine schwache Linie auf der Unterseite des Saugnapfes. Ein neuer Einschnitt senkrecht zum ersten, ebenfalls nur die eine Hälfte des Saugnapfes betreffend, war nach 3 Wochen verschwunden, auf der dorsalen Seite zeigte eine entsprechende linienförmige Einsenkung der Oberhaut an, daß eine vollständige Regeneration der durchschnittenen, tieferliegenden Gewebspartien noch nicht stattgefunden hat, wohl aber eine völlige Reparation der verletzten Epidermis.

Mit Ausnahme der bei Anlaß der Augenamputationen zu erwähnenden 15 Fälle, kommen im weiteren bei diesen Einzelversuchen nur Amputationen am Hinterende des Herpobdellidenkörpers in Betracht.

Während bei Wegnahme der augentragenden Ringel keine Vorstülpung des verletzten Pharynxrohres stattfindet, sondern auch in der Folgezeit eine klaffende, annähernd dreieckige Mundöffnung persistiert, stellt eine Darmausstülpung die gewöhnliche Reaktion dar auf eine Amputation, welche in dem 2. und 3. Körperdrittel

vorgenommen wird. Es wurden deren 24 transversale, senkrecht zur Längsachse des Tieres, und 6 schräge, über mehrere Ringel sich erstreckend, vorgenommen. Die Größe der abgeschnittenen Stücke ist aus dem betreffenden Protokoll zu ersehen.

In vier Fällen wurde an Stelle des Messers eine Ligatur verwendet, indem mittels eines sterilgemachten Seidenfadens eine bestimmte Ringelzahl am hinteren Ende vom übrigen Körper abgeschnürt wurde, jedoch so, daß keine Verletzung der Epidermis eintrat. Nach Verlauf von 2—3 Tagen fand eine Verfärbung des abgeschnürten Stückes statt, worauf nach weiteren 4—6 Tagen eine vollständige Loslösung einsetzte.

Es trat jedoch nicht, wie erwartet werden könnte, immer ein glatter Wundverschluß ein, sondern in zwei Fällen (Kontr.-Nr. 95, 99) stülpte sich rosettenförmig das hintere Darmende hervor. Trotzdem war keine Darmöffnung zu sehen und (Kontr.-Nr. 95) die Ringmuskeln der Körperwand hatten proximal der Ausstülpung den Darm so stark zusammengeschnürt, daß nach 15 Tagen diese bruchsackartig herausgezwängte Darmrosette abfiel und sich nach 56 Tagen noch das Bild eines geschlossenen Wundverschlusses ohne jegliche Andeutung einer Darmöffnung darbot. Bei Exemplar Kontr.-Nr. 99 hatte nach 27 Tagen die Darmproliferation ein weißliches Aussehen angenommen, zeigte ebenfalls keine Darmöffnung, sondern war von dem an anderer Stelle noch zu erwähnenden Pigmentzellennetz überzogen. Diesen zwei Fällen gegenüber ermangelte Exemplar Kontr.-Nr. 100 jeglicher Vorwölbung, es zeigte nach Loslösung des hinteren Stückes einen glatten Wundverschluß, durchbrochen von einer sekundären Afteröffnung, entstanden an der Verwachsungsstelle der Darm- und Körperepithelränder.

Da dieses Ligaturverfahren zuerst einen künstlichen Wundverschluß bedingt, später jedoch, wenn das histolysierte Hinterende abgefallen ist, doch eventuell einen Teil des Darmes vorstülpen läßt, so bietet diese Art der Amputation keine genaue Möglichkeit, die beim Wundheilungsprozeß vom Organismus ausgehenden Reaktionen zu trennen von den Vorgängen, welche nur eine Folgeerscheinung der künstlichen Unterbindung darstellen. Es wurden deshalb in der Folge nur wieder Amputationen mit dem Skalpell ausgeführt, sie boten überdies den Vorteil einer genaueren Bestimmung der Amputationsrichtung.

Nach den übrigen 20 Transversalschnitten, durch die bis zu 43 Ringel der hinteren Körperregion amputiert wurden, traten

in 18 Fällen gleich nach der Operation der Darm und seitlich von ihm, rechts und links, bräunlichgelbe, traubige Organe über das Niveau der Wundfläche hervor. Nur in einem Fall (Kontr.-Nr. 59), da bloß ein Ringel zusammen mit dem Saugnapf abgeschnitten worden war, fand keine Darmausstülpung statt, weil naturgemäß der Darmtraktus vom Schnitt nicht berührt wurde und durch die Kontraktion der der Wundfläche zunächst liegenden Körperringmuskeln die Körperepithelränder in distaler Richtung einander so genähert wurden, daß sie eine konkave Grube zwischen sich schlossen, welche nach 30 Tagen noch von einer weißlichen Gerinnselmasse angefüllt war. In einem Fall (Kontr.-Nr. 58) konnte das Verhalten des Darmrohres infolge von starken Schleimmassen, welche das hintere Ende einhüllten, nicht verfolgt werden, nach 9 Tagen ging das betreffende Exemplar zugrunde.

Bei 13 Tieren wurde sekundär durch Kontraktion der Körperringmuskeln eine Zurückdrängung des anfänglich vorgestülpten Darmendes bewirkt, so daß dieses letztere schließlich an den Grund einer seichten Grube zu liegen kam, welche von den Rändern des eingebogenen Körperepithels begrenzt wurde. Dadurch ging in fünf Fällen die durch den Schnitt entstandene, von den Darmrändern begrenzte neue Afteröffnung für den Anblick von außen verloren (Kontr.-Nr. 53). In einem Fall konnte keine diesbezügliche Entscheidung getroffen werden; in 12 Fällen jedoch war auch nach längerem Zeitraum eine Darmafteröffnung zu beobachten, in dem Sinne, daß die Darmschnittränder von außen her noch zu bemerken waren; dabei sind acht Tiere mit sekundär zurückgedrängtem und vier Tiere mit in vorgestülpter Stellung verbliebenem Darm vertreten. In diesen vier letzteren Fällen (Kontr.-Nr. 60, 65, 72, 80) hatte die stets deutlich wahrzunehmende Darmöffnung keinerlei Beziehung zu den Körperepithelwundrändern, sie wurde lediglich durch die nach außen geschlagenen, krausig-gefalteten Darmränder umgrenzt und der Wundheilungsprozeß bestand darin, daß die zwischen den Wundrändern des Hautmuskelschlauches und des Darmes als zwischen zwei konzentrischen Kreisen liegende ringförmige Spalte durch die sich nach innen verengernden Körperepithelränder zum Verschwinden gebracht wurde, d. h. die letzteren traten direkt in Kontakt mit den rosettenförmigen, gewöhnlich stark vaskularisierten Darmschnitträndern. Derselbe Effekt wurde erzielt in den oben erwähnten acht Fällen mit sekundär zurückgedrängtem Darm, auch hier kommt derselben Kontraktionsbewegung der distalgelegenen Körper-

ringmuskeln die Bedeutung einer Verengerung der spaltringförmigen Wundfläche zu (Kontr.-Nr. 51, 63, 71, 73, 74, 75, 77, 78). Sehr wahrscheinlich wird in diesen acht Fällen diese Kontraktionsbewegung noch unterstützt durch eine Verkürzung der innerhalb der Ringmuskeln liegenden longitudinalen Fasern des Hautmuskelschlauches. Zu einer noch stärkeren Verengerung der vom Körperepithelrand umschlossenen Kreisfläche kam es in den oben erwähnten fünf Fällen (Kontr.-Nr. 52, 54, 55, 56, 57), wobei nicht nur der Darmrand vom Niveau der Wundfläche gegen das Innere verschwand respektive gedrängt wurde, sondern die Körperepithelränder im weiteren Verlauf der Wundheilung gegeneinander gepreßt wurden, zwischen sich weder eine Wund- noch Afteröffnung freilassend. Dieser feste Verschluß stellt als Hindernis für den Austritt von Exkrementen ein physiologisch schädliches Reparationsprodukt dar, da in keinem Fall die Bildung eines neuen Afters auftrat, obschon vier der Tiere mehr als 40 Tage nach der Operation durchlebten. Merkwürdigerweise zeigten diese Tiere bei ihrem Ableben eine deutliche Auftreibung ihres Hinterkörpers, bei Exemplar Kontr.-Nr. 52 hatte dieselbe eine grünliche Färbung angenommen. Obschon diese Tiere keine Nahrung aufzunehmen Gelegenheit hatten, erscheint es doch nicht unwahrscheinlich, daß der Abtransport von unverdaulichen Resten behindert wurde, da mikroskopische Schnitte zur Genüge zeigen, daß diesen Tieren bei Wegfall äußerer Nahrungszufuhr die Fähigkeit in hohem Maße zukam, Gewebe des eigenen Körpers zu Ernährungszwecken heranzuziehen.

Setzt man die oben erwähnten Fälle (Exemplar Kontr.-Nr. 65 fällt wegen zu kurzer Beobachtungsdauer außer Betracht), bei denen es nach mehr als 30 Tagen nicht zu einer Retraktion des Darmes auf das Niveau der Wundfläche kam, in Beziehung zur Größe der Zahl der amputierten Ringel, so zeigt es sich, daß in allen drei Fällen je nicht mehr als höchstens neun Ringel amputiert wurden, eine Relation, welche speziell zusammen mit den Befunden der Versuche f darauf hinweist, daß der Darm gegenüber dem ihn umgebenden Parenchym und deshalb auch an der Wundfläche gegenüber dem Hautmuskelschlauch die größte Beweglichkeit dann besitzt, wenn der Schnitt in der mittleren Körperregion geführt wird oder daß umgekehrt die Größe der Vorstülpung und sodann die Leichtigkeit ihrer Zurückdrängung abnimmt, je weiter kaudal die Wundfläche selbst liegt (vgl. Schema, Textfig. 2).

Bei schräg zur Längsachse des Tieres verlaufender Schnittführung, wobei die Wundfläche selbst sich über mehrere Ringel erstreckt, findet ein Einwärtsbiegen derjenigen Körperseite gegen die Medianebene statt, welche nach dem Amputationsschnitt die längere Seite darstellt (vgl. Schema, Textfig. 3). Die Darmausstülpung selbst wird hierdurch in eine nicht mehr mit der Körperachse übereinstimmende Stellung gedrängt, welche sich mehr einer zur schrägen Schnittfläche senkrechten nähert. Während Exemplar Kontr.-Nr. 70 und 76 nach der Operation nur kurze Zeit am Leben blieben, zeigten die Exemplare Kontr.-Nr. 68, 69, 79, 81 in übereinstimmender Weise, daß der Hautmuskelschlauch nur die rechts und links von der Darmvorstülpung erscheinenden Wundflächen zu überdecken imstande ist, nicht aber jene selbst. Eine Afteröffnung konnte deutlich beobachtet werden, bei Exemplar Kontr.-Nr. 69 war sie jedoch von einem lymphatischen Gerinnsel-

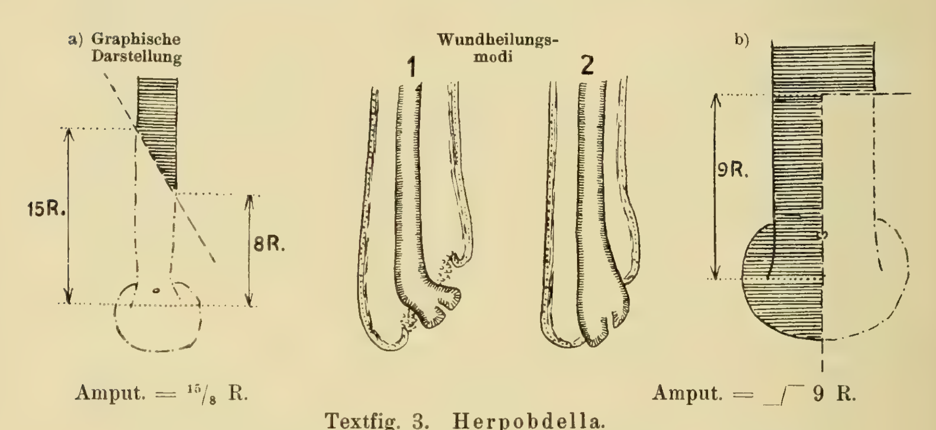
1. Stadium gleich nach der Operation.

2. Stadium des Wundverschlusses.

Textfig. 2. Herpobdella. Schemata der Wundheilungstypen nach Transversalschnitten in der hinteren Körperhälfte.

propf ausgefüllt. Das Verharren des Darmendes in seiner ausgestülpten Stellung ist geeignet, darzutun, daß die bei transversalen Schnitten häufig anzutreffende Retraktion des Darmes vor allem eine scheinbare ist, hervorgerufen durch die Kontraktionsbewegung der Körperring- und -längsmuskeln und daß deshalb dort, wo infolge der Schnittführung diese Verengerung der Wundfläche nicht oder nur unvollkommen zustande kommt, auch die „Zurückziehung“ des Darmendes unterbleibt.

An sechs Exemplaren wurden am Hinterende rektanguläre Schnitte vorgenommen, so daß von den in Betracht kommenden Ringeln je nur die Hälfte durch zwei Schnittenebenen wegfielen, von denen die eine mit der Median-, die andere mit einer Transversalebene zusammenfiel (vgl. Schema, Textfig. 3). Eine solche



Textfig. 3. Herpobdella.
Schemata: a) von Schrägschnitten; b) von rektangulären Schnitten.

Wunde stellt für Infektionskeime eine große Angriffsfläche dar. Die Zeitdauer, während welcher diese operierten Tiere lebend gehalten werden konnten, war eine relativ kleine. In allen Fällen trat der Darm in starkem Maße zutage; bald wurde sein hinteres Ende von einer weißlichen Gerinnselmasse eingehüllt, so daß nicht überall eine deutliche Afteröffnung sich zeigte. Ein eigentlicher Wundheilungsprozeß fand nicht statt, da der stark exponierte Darm stets infektiöse Erkrankungen zeigte, die auf die übrigen Gewebspartien übergriffen. In einem Fall gelang es dem Tier (Kontr.-Nr. 108), welches die rechten Hälften der 15 hinteren Ringel verloren hatte, durch Abschnürung der bereits infizierten übrigen Ringelhälften eine kleinere Wundfläche zu schaffen, welche bald durch einen festen Verschluß des Haut-

Protokoll und Sonderung der Einzelversuche nach Operationsweisen.

I. Amputation von Augenpigmentflecken.

Kontr.-Nr.	Größe der Amputation	Lebten nach der Operation	Konnte fixiert werden	Bemerkungen
86	3 Augenflecken	mind. 10 Tage	o	Physiolog. Verschiebung der übrigen Pigmentflecken.
88	2 „	„ 2 „	o	2 Augenflecken zeigen gegen die Wundstelle diffuse Konturen.
95	4 „	„ 28 „	o	2 Augenflecken zeigen in gegenseitig. Richtung diffuswerdende Konturen.
99	1 „	„ 10 „	o	—
111	4 „	„ 23 „	o	Diffuswerden eines Pigmentfleckens.
112	2 „	Entflohen	o	—
115	1 „	mind. 1 Tag	o	Weißliche Verfärbung des Vorderendes.
116	4 „	—	o	—
117	4 „	—	o	—
120	5 „	28 Tage	o	Starke Verkleinerung eines der 3 übrigen Pigmentflecken.
121	8 „	38 „	×	Keine Pigmentanhäufung.
122	4 „	17 „	×	2 der 4 übriggebliebenen Augenflecken verschwunden.
123	2 „	32 „	×	Verdoppelung eines der 6 übrig gebliebenen Augenflecken.
124	2 „	32 „	×	Verschwinden eines der 6 übrig gebliebenen Augenflecken.
125	3 „	32 „	×	—

II. Operation am Saugnapf.

Kontr.-Nr.	Größe der Amputation	Lebten nach der Operation	Konnte fixiert werden	Bemerkungen
50	linke S.hälfte	mind. 47 Tage	o	Physiol. Drehung d. rechten S.-hälfte über die Medianebene hinaus.
82	1/3 S.	26 „	o	—
83	minim. Teil d. S.	mind. 26 „	×	—
85	minim. Teil d. S.	2 „	×	—
86	zuerst median, dann transv. Einschnitt	52 „	o	Epidermisreparate. Spuren der Einschnitte.
88	linke S.hälfte	23 „	o	Physiol. Drehung d. rechten S.-hälfte über die Medianebene hinaus.
90	1/3 S.	—	—	—
91	rechte S.hälfte	9 „	×	Physiol. Drehung d. linken S.-hälfte.
92	hint. S.hälfte	1 „	×	—
104	minim. Teil d. S.	mind. 13 „	o	—
106	minim. Teil d. S.	„ 16 „	o	—

muskelschlauches von der Außenwelt so stark abgedrängt wurde, daß nicht einmal mehr eine Darmafteröffnung frei blieb.

An acht Tieren wurden laterale Hautmuskelschlauchdefekte angebracht, welche sich über mehrere Ringel erstreckten, die

III. Amputation von Ringeln am Hinterende durch Transversalschnitt.

Kontr.-Nr.	Größe der Amputation	Lebten nach der Operation	Konnte fixiert werd.	Darm-ausstülpung	Zurück-gezogen	Afteröffnung	Bemerkungen
51	3 Ringel	68 Tage	×	×	×	×	Nach der Zurückziehung des Darmendes wird dieses von einer weißlichen Gerinnselmasse bedeckt.
52	11 „	mind. 44 „	×	×	×	o	Zeigte vor dem Tode grünliche Anschwellung des hinteren Körperdrittels.
53	5 „	1 Tag	×	×	?	×	—
54	14 „	mind. 42 Tage	×	×	×	o	Während der Wundheilungsperiode starke Entwicklung der Geschlechtsprodukte
55	14 „	„ 41 „	×	×	×	o	Anschwellung d. hint. Körperteiles.
56	27 „	21 „	×	×	×	o	—
57	42 „	mind. 40 „	×	×	×	o	—
58	43 „	9 „	×	?	?	?	—
59	1 „	„ 31 „	×	—	—	—	—
60	5 „	„ 39 „	o	×	o	×	—
63	14 „	„ 27 „	×	×	×	[illegible]	—
65	26 „	1 Tag	×	×	o	×	—
71	15 „	mind. 11 Tage	×	×	×	×	—
72	9 „	47 „	×	×	o	×	—
73	27 „	47 „	×	×	×	×	—
74	20 „	mind. 25 „	×	×	×	×	—
75	15 „	—	×	×	—	×	—
77	12 „	6 Tage	×	×	×	×	—
78	15 „	mind. 31 Tage	×	×	×	×	—
80	9 „	„ 30 „	×	×	o	×	—
95	28 „	„ 56 „	o	×	×	o	Hinteres Stück nicht losgelöst.
98	?	3 „	o	—	—	—	Ligaturverfahren.
99	ca. 17 „	mind. 27 „	o	×	o	o	Große Beweglichkeit d. Darmvorst.
100	23—24 R.	16 „	o	o	—	×	After ohne Darmvorstülpung.

IV. Amputation von Ringeln am Vorderende durch Schrägschnitt.

Kontr.-Nr.	Größe der Amputation	Lebten nach der Operation	Konnte fixiert werd.	Darm-ausstülpung	Zurück-gezogen	Afteröffnung	Bemerkungen
97	8/7 Ringel	13 Tage	o	o	—	×	—
113	22/18 „	?	×	o	—	×	—
114	37/42 „	0	×	o	—	×	—

V. Amputation von Ringeln am Hinterende durch Schrägschnitt.

Kontr.-Nr.	Größe der Amputation	Lebten nach der Operation	Konnte fixiert werd.	Darm-ausstülpung	Zurück-gezogen	Afteröffnung	Bemerkungen
68	0/17 Ringel	mind. 12 Tage	×	×	o	×	—
69	12/23 „	„ 26 „	o	×	?	?	Weiße Blase auf der Wundfläche.
70	28/16 „	2 „	×	×	o	×	—
76	21/19 „	0 „	×	×	—	×	—
79	14/23 „	mind. 30 „	×	×	o	×	—
81	13/0 „	„ 30 „	×	×	o	×	—

darunterliegenden Organe hingegen unverletzt lassen sollten. Es hatte sich jedoch nachträglich gezeigt, daß dies nur in drei Fällen erreicht wurde, während nach den übrigen fünf Einschnitten infolge der nachherigen Bewegungen des Tieres innere Organe speziell Teile des Nephridial- und Genitalapparates durch die Parenchymmassen hindurch nach außen gedrängt wurden; bei allen diesen Tieren wurde dadurch eine viel größere Wundfläche geschaffen, stets war ein rasch einsetzender Infektionsprozeß die Folge, durch den die Tiere unter starken, starren Deformationen zugrunde gingen. Nur in den drei bereits genannten Fällen

VI. Amputation von Ringelhälften durch rectanguläre Schnitte.

Kontr.-Nr.	Zahl d. amputierten Ringelhälften am hintern Ende	Lebten nach der Operation	Konnte fix. werden	Darm-ausstülpung	Zurück-gezogen	Darmöffnung	Bemerkungen
61	9	3 Tage	×	×	o	×	Vorderes Ende infiziert und bereits starr im Zeitpunkt d. Fixierung des hinteren Stückes.
62	2	mind. 10 Tage	o	×	o	×	—
64	7	„ 8 „	o	×	o	?	Darmausstülpung sehr klein.
66	11	1 Tag	o	×	o	o	Kommt nicht in Betracht. — Infektion.
67	13	mind. 34 Tage	×	×	o	o	—
108	15	5 „	o	×	o	o	Selbstamputation d. übrigen halben Ringel.

VII. Laterale Hautmuskelverletzungen.

Kontr.-Nr.	Defekt erstreckt sich zwischen d. Ringeln	Lebten nach der Operation	Konnte fixiert werden	Hautmuskelschlauch durchbroch.	Bemerkungen
85	81— 88	2 Tage	×	×	Rasche Verfärbung des Körpers.
87	90—102	43 „	×	×	Hinterkörper rechtwinklig umgebogen.
89	89— 97	höchst. 6 „	o	×	Infektion.
93	73— 97	5 „	×	×	„
94	98—Saugnapf	9 „	×	o	Epidermisreparat.
107	75—95	16 „	o	o	„
109	64— 73 } dorsale 86—101 } Verletz.	0 „	×	×	Stark ausgebildetes Pigmentzellennetz auf dem Wundgerinnsel.
110	71—91	mind. 8 „	o	o	Epithelreparat.

(Kontr.-Nr. 94, 107 und 110) bedeckte schon nach 5 Tagen ein Epidermisreparat die verletzten Hautmuskelstellen vollkommen. Angesichts der großen Infektionsgefahr und der Unfähigkeit speziell des Hautmuskelschlauches bei solchen lateralen, über mehrere Ringel sich erstreckenden Defekten durch Kontraktionswirkungen einen Wundverschluß zu bilden, erscheint die hohe Reparationsfähigkeit der Epidermis bei diesen Formen als eine sehr geeignete Einrichtung, um die in der Natur häufiger vorkommenden Oberhautverletzungen unschädlich zu machen.

Um für die mikroskopische Untersuchung ein ausreichendes Kontrollmaterial den Einzelversuchen an die Seite stellen zu können, wurde eine Reihe von Operationen (Z) ausgeführt, welche dazu dienten, eine systematische Aufstellung von progressiven Reparationsstadien zu ermöglichen. Bei den früheren Versuchen kamen durch den Tod einzelner Tiere immer wieder Zwischenstadien in Wegfall, so daß die übrigbleibenden höchstens eine unvollkommene Kette mit großen Lücken in bezug auf die Altersstadien der Wundflächen darstellten. Dasselbe ist der Fall bei den späteren Versuchsgruppen, wo eine spezielle Art von Operationen im Vordergrund stand, während die Aneinanderreihung von aufeinanderfolgenden Stadien wiederum erst in zweiter Linie Berücksichtigung fand. Demgegenüber tritt die Verfolgung der makroskopischen Wundheilungsprozesse bei der Gruppe Z in den Hintergrund, sie vermag uns an dieser Stelle keine weiteren Aufschlüsse zu geben. Im ganzen wurden 130 Tiere mittlerer Länge (25—40 mm) operiert, von denen die eine Hälfte am Vorder-, die andere Hälfte am Hinterende durch Transversalschnitte je ca. 10—20 Ringel verlor. Es sei nur erwähnt, daß bei dieser Amputationsgröße am Vorderende im scharfen Gegensatz zu den Befunden am gegenüberliegenden Körperende weder eine Vorstülpung des Darmrohres, noch ein Verschluß der Darmöffnung durch den Hautmuskelschlauch stattfand. Von den operierten Tieren erreichten 86 die ihnen gestellten Zeitstufen und die daran anschließende Fixation, dabei fanden sich 49 am Hinterende und 37 am Vorderende operierte Exemplare. Die numerische Verteilung der Individuen auf die einzelnen Wundheilungsstadien ergibt sich aus dem folgenden Protokoll.

Eine parallele Versuchsreihe Y, welche gleich der soeben erwähnten speziell der mikroskopischen Bearbeitung dienen sollte, zeigt in bezug auf die Infektionsverhältnisse am Vorder- und Hinterende folgende Verteilung. Operiert wurden 96 Tiere, wobei

zwei Amputationsgrößen unterschieden wurden: 1. wenig = 10—20 Ringel, 2. viel = 20—40 Ringel. Da die Gefäße anfänglich nicht bedeckt waren, so vermochten 15 Exemplare das Weite zu suchen respektive sie fielen auf ihrer Flucht der Vertrocknung anheim. 37 Tiere starben schon am Operationstage, 26 gingen später zugrunde und 18 konnten für die Untersuchung fixiert werden. Die große Sterblichkeit ist dem Umstand zuzuschreiben, daß bei diesem Versuch noch je 12 Tiere, die zur selben Zeit operiert worden waren, im gleichen Gefäß mit Sandgrund, aber noch ohne Filtrierpapier gehalten wurden; davon waren je 3 v(orn) w(enig), 3 h(inten) w(enig), 3 v. v(iel) und 3 h. v(iel) operiert. Um bei der mikroskopischen Untersuchung auf einzelne Individuen dieser Gruppe bezug nehmen zu können, sind im Protokoll die Kontrollnummern angeführt.

Aus folgender Tabelle ergibt sich die Verteilung auf die vier Operationsklassen:

	v. w.	v. v.	h. w.	h. v.
Fixiert	5	4	6	3
Zugrunde gegangen am Operationstag	0	17	6	14
Zugrunde gegangen später	10	3	7	6
Entflohen	9	0	5	1

Folgende Zusammenstellung enthält obige Reihen 1 und 3 im Zusammenschluß mit der nach der Operation erreichten Zeitdauer.

Zeitdauer nach der Operation in Tagen	vorn wenig		vorn viel		hinten wenig		hinten viel		fixiert	nicht fixiert	Total
	fixiert	nicht fixiert	fixiert	nicht fixiert	fixiert	nicht fixiert	fixiert	nicht fixiert			
31—40	2	2	—	—	—	—	—	—	2	2	4
21—30	1	3	2	—	1	2	—	1	4	6	10
11—20	1	1	—	1	2	2	—	—	3	4	7
6—10	1	3	—	—	—	—	1	—	2	3	5
1—5	—	1	2	2	3	3	2	5	7	11	18
	5	10	4	3	6	7	3	6	18	26	44

Aus dem Umstand, daß während der ersten 5 Tage von 96 operierten Tieren 48 zugrunde gingen, wovon allein 37 Stück auf den Operationstag entfallen, geht außer der Notwendigkeit speziell am Anfang über viel Material zu verfügen, überdies hervor, daß es eine große Vereinfachung bedeutet, erst die zur Fixierung gelangenden Tiere mit einer individuellen Kontrollnummer zu ver-

sehen. Stellt man die Summe der in den ersten 5 Tagen nach der Operation zugrunde gegangenen Tiere gegenüber derjenigen, welche sich ergibt von den Tieren, deren Ableben in den Zeitraum 6—40 Tage fällt, so zeigt sich,

Tage	vorn wenig	vorn viel	hinten wenig	hinten viel
0—5	1	19	9	19
6—40	9	1	4	1

daß die Sterblichkeit der am Hinterende operierten Tiere besonders am Anfang nach der Operation groß ist, gegenüber derjenigen, die einen späteren ungefähr 8mal größeren Zeitraum betrifft. In Übereinstimmung mit den Befunden der Gruppe Z, wo 49 am Vorderende operierte Tiere gegenüber 37 am Hinterende operierten zur Fixierung gelangten, zeigt sich auch hier, daß ein Verlust von 10—20 Ringel am Hinderende eine größere Einbuße für das Tier bedeutet, als eine dieselbe Ringelzahl umfassende Amputation am Vorderende.

Protokoll des in Gruppe Z fixierten Materials.

Bezeichnung	Lebensdauer der Wundflächen resp. Reparate	Individuenzahl	Operiert		Bezeichnung	Lebensdauer der Wundflächen resp. Reparate	Individuenzahl	Operiert	
			vorn	hinten				vorn	hinten
Y^{6}	6 Std.	2	1	1	XXII	12 Tage	3	2	1
Y^{12}	12 „	6	3	3	XXIV	13 „	4	3	1
Y^{18}	18 „	4	2	2	XV	14 „	1	—	1
Y^{24}	24 „	6	3	3	XVI	15 „	3	3	—
Y^{30}	30 „	6	3	3	XVII	20 „	3	3	—
Y^{48}	48 „	4	2	2	XVIII	24 „	3	3	—
Y^{76}	76 „	2	1	1	XI	28 „	3	3	—
XX	16 „	6	3	3	X	30 „	6	3	3
XXV	36 „	2	—	2	XII	42 „	2	1	1
XIX	2 Tage	4	2	2	V	50 „	3	2	1
XXIII	5 „	4	3	1	IV	55 „	1	1	—
XIV	7 „	4	—	4	XII	$3^1/_4$ „	4	2	2
						Total	86	49	37

Bei der Untersuchung der Augenstellungen von eingefangenen Tieren zeigte es sich, daß speziell die Zahl der Augenpigmentflecken keine konstante Größe darstellt, indem verschiedentlich an Stelle der normalen Anzahl 8 nur 6 äußerlich sichtbare Augen auftraten. Ebenso zeigten sich, wenn auch nie 9 konforme

Zusammenstellung des in Gruppe Y verwendeten Materials nach Kontrollnummern.

Amputationsklasse	vorn wenig	vorn viel	hinten wenig	hinten viel
1. Fixiert	129, 163, 177, 201, 212	178, 190, 214, 216	147, 157, 159, 205, 206, 207	136, 184, 220
Summe = 18 Stück	5 Stück	4 Stück	6 Stück	3 Stück
2. Zugrunde gegangen am Operationstag	—	131, 132, 142, 143, 144, 155, 156, 166, 167, 168, 179, 180, 191, 192, 202, 203, 204	133, 134, 135, 181, 182, 183	148, 149, 150, 160, 161, 162, 172, 173, 174, 197, 198, 208, 209, 210
Summe = 37 Stück	—	17 Stück	6 Stück	14 Stück
3. Zugrunde gegangen später	127, 128, 139, 140, 141, 151, 152, 189, 199, 213	130, 154, 215	145, 146, 169, 170, 171, 193, 219	137, 138, 185, 186, 221, 222
Summe = 26 Stück	10 Stück	3 Stück	7 Stück	6 Stück
4. Entflohen	153, 164, 165, 175, 176, 187, 188, 200, 211	—	158, 194, 195, 217, 218	196
Summe = 15 Stück	9 Stück	—	5 Stück	1 Stück

Pigmentflecken wahrgenommen wurden, doch in der Nähe der 8 normalen, öfters noch diffuse, kleine Pigmentanhäufungen.

Auch Heinrichs (05) machte ganz ähnliche Beobachtungen; er bemerkt u. a. in seiner Beschreibung der Egelfauna der Umgebung von Bern: ... „Bezüglich der Augen kommen überhaupt bei den Nepheliden mannigfache Schwankungen in der Zahl vor. Zuweilen fehlt dieses oder jenes der acht Augen, zuweilen auch findet man rudimentäre, kleine Augen den echten Augen zugesellt.“

Es ergab sich die Frage, ob diese sogenannten Anomalien bei ein und demselben Individuum feststehend sind, oder ob sie sich während der Lebenszeit des betreffenden Exemplars aus normalen Verhältnissen entwickelt haben. Da in der Angabe der Autoren kein diesbezüglicher Aufschluß gefunden wurde, lag der Versuch nahe, diese vorerst rein numerischen Verhältnisse in Beziehung zu setzen mit gewissen Reparationsvorgängen. Es wurden an 80 ausgewachsenen Herpobdellidenexemplaren mit normaler Augenzahl Amputationen vorgenommen, welche nur auf die Pigmentflecken Bezug hatten und ihrer Größe nach in acht Gruppen von je 10 Tieren geschieden werden konnten: die ersten 10 Exemplare verloren je ein, die zweiten 10 je zwei Augenflecken und

so weiter, die Angehörigen der letzten Gruppe wurden sämtlicher augentragender Ringel beraubt. Da nicht die Absicht vorlag, die Pigmentfleckenverhältnisse später histologisch zu untersuchen, so wurde in erster Linie darnach getrachtet, die operierten Tiere möglichst lange am Leben zu behalten. Dabei stellte sich aber meistens der Fall ein, daß die Tiere im Zeitpunkt ihres Ablebens nicht beobachtet wurden und deshalb bei der nächsten Kontrolle für Fixationszwecke schon unbrauchbar geworden waren. Nur selten glückte es, bei Tieren, welche erst seit ganz kurzer Zeit tot waren, die noch im Zeitpunkt ihres Todes vorhanden gewesenen Augenverhältnisse zu bestimmen. In solchen Fällen lieferten die durch den späteren Einschluß in Zedernöl klar aufgehellten Exemplare eine sehr vorzügliche Kontrolle.

Da bald von der anfänglichen Absicht, je 10 Tiere, welche die gleiche Anzahl von Augen verloren hatten, gemeinsam in einem Gruppengefäß zu halten, abgewichen werden mußte, indem eine scharfe Trennung der meisten Tiere notwendig wurde, so nahm die ganze Anlage der Kontrolle einen bedeutend größeren Umfang an, wodurch der Zeitraum zwischen zwei Beobachtungen beim selben Exemplar in unliebsamer Weise verlängert wurde.

Der einfachen, theoretischen Übersicht halber soll in der späteren tabellarischen Zusammenstellung die Einteilung nach den acht Gruppen beibehalten bleiben; so schließt die Gruppe A_0 die Exemplare in sich, welche durch Amputation alle acht Augenflecken verloren haben, A_7 hingegen diejenigen, welche noch im Besitz von sieben Augen sind, also nur deren eines verloren haben.

Schon bei den Einzelversuchen sind an 15 Individuen nur augentragende Ringel entfernt und in acht Fällen Veränderungen beobachtet worden, welche auf einen labilen Zustand des Augenpigmentes hinwiesen. Sie waren es, welche zusammen mit den erwähnten Anomalien an eingefangenen Tieren Veranlassung zu der Versuchsreihe A_0—A_7 gegeben haben. Bei Exemplar Kontr.-Nr. 122 wurden die vier Augen, welche im zweiten Ringel der Medianebene zunächst liegen, wegoperiert, so daß auf jeder Seite im fünften Ringel noch je zwei Augen übrig blieben. Im Verlauf von 5 Tagen fand ein Schwund der beiden Pigmentflecken links statt, das Tier besaß nur noch ein Augenfleckenpaar auf der rechten Seite. Bei Exemplar Kontr.-Nr. 124, welches ein Auge verloren hatte, fand eine Reduktion des benachbarten Pigmentfleckens statt.

Bei den Exemplaren Kontr.-Nr. 88, 95, 111 zeigte sich ein Diffuswerden der Konturen von übrig gebliebenen Augenflecken,

bei Kontr.-Nr. 120 wurde eine Verkleinerung eines der drei übriggebliebenen Flecken beobachtet. Bei Exemplar Kontr.-Nr. 123. welches die lateralen Augen rechts verloren hatte, trat nach 15 Tagen eine Verdoppelung des linken Augenfleckes der zwei vordersten Paare ein.

Diese Beobachtungen warfen zunächst die Frage auf, ob diese Veränderungen in den Augenpigmentverhältnissen als eine der Folgen der vorangegangenen Amputationen angesehen werden dürfen. Es wurden nun zunächst 27 Tiere während 3 Wochen isoliert gehalten und auf allfällige ähnliche Veränderungen der acht Augenflecken untersucht, ohne daß eine Amputation vorausgegangen wäre. Die beschränkte Zahl und auch die kleine Beobachtungsdauer mochte vielleicht schuld sein, daß in diesen letzten 27 Fällen keine Veränderung in der Anordnungsweise und dem Vorhandensein der normalen Pigmentflecken beobachtet wurde. Dieser negative Befund mußte deshalb durch eine größere Versuchsreihe seine positive Ergänzung finden, in dem Sinne, daß ersichtlich wurde, daß Veränderungen in den Pigmentverhältnissen speziell dann auftreten, wenn Amputationen vorausgegangen sind.

Da die folgenden Beobachtungen nur auf die äußerlich sichtbaren Pigmentflecken Rücksicht nehmen, die selbst, wie Hesse (97, S. 276) bemerkt, als Blendvorrichtungen erst sekundär zu den für den Charakter eines Auges notwendigen Sehzellen hinzukommen, so ist bei Veränderungen in den Augenpigmentverhältnissen, ohne histologische Prüfung noch gar keine Veranlassung gegeben, ähnliche Umgruppierungen der Sehzellen anzunehmen. Man wird auch nicht fehlgehen, wenn man die vorerst ebenfalls nur auf die makroskopische Beobachtung sich beziehenden Resultate der zum Teil später noch zu erwähnenden Autoren wie Keiller, O. Neil, P. Lang u. a. auch ohne irgendwelche Beziehung zu den Augensehzellen aufnimmt.

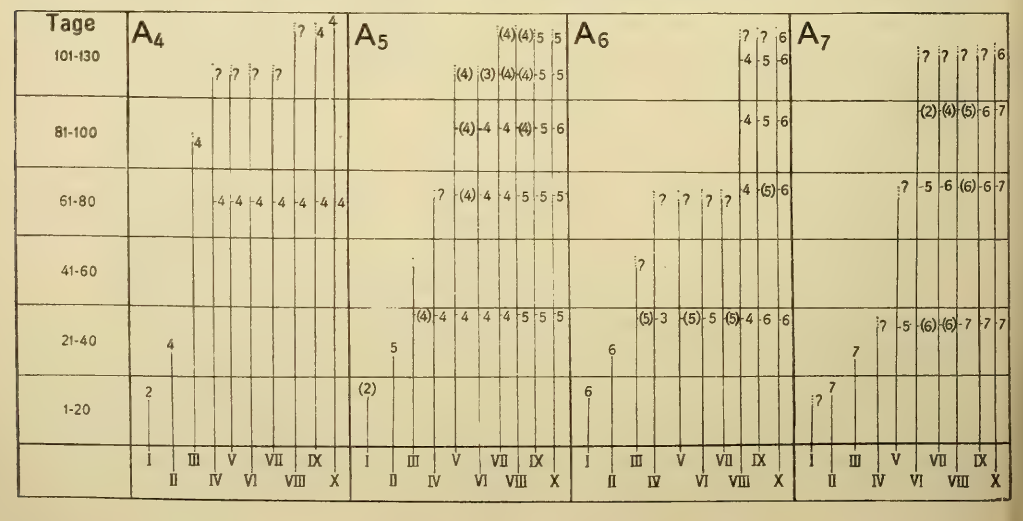
Folgende Tabelle stellt die Anlagen und numerischen Ergebnisse dar. Die Zeitdauer, während welcher die operierten Tiere beobachtet wurden, ist als Ordinate abgetragen. Jeder vertikale Strich bedeutet ein operiertes Individuum, und zwar ist die Numerierung sekundär so vorgenommen worden, daß diejenigen Tiere, welche die höchste Zeitdauer nach der Operation durchlebten, auch die höchste Zifferbezeichnung innerhalb der betreffenden Gruppe erhielten. Die rechts von den Strichen stehenden arabischen Zahlzeichen geben die zu dem betreffenden Zeitpunkt beobachtete Augenzahl, wenn solche noch scharf umschrieben war. In vielen Fällen jedoch wurden diese Augenzahlen in Klammern gesetzt, da einer oder

mehrere der betreffenden Pigmentpunkte verkleinert oder mit diffusen Konturen versehen waren; sie sollen nachher besprochen werden.

Die punktierte Fortführung einzelner Vertikallinien deutet auf ein Ableben des Tieres hin, ohne daß dabei der genaue Zeitpunkt des Todes festgestellt werden konnte. Diese Tiere zeigten deshalb nicht mehr immer die beim Zeitpunkt ihres Todes vorhanden gewesene Augenzahl.

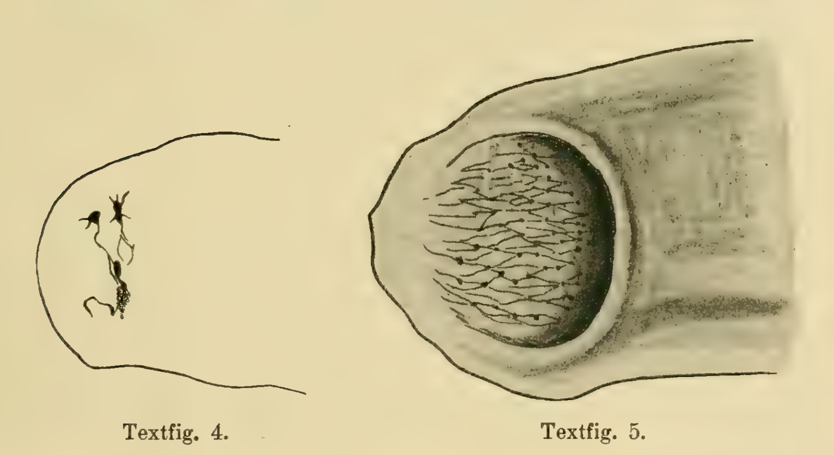
Endlich sind diejenigen Exemplare, welche durch Fixierung getötet wurden, dadurch gekennzeichnet, daß die arabische Augenziffer über den Vertikalstrich gestellt ist.

Tabellarische Übersicht über die Versuche der Augenamputationen.



Da bei diesen Versuchen besonders notwendig war, eine möglichst große Lebensdauer nach der Operation zu erhalten, so ist die relativ kleine Zahl von fixierten Tieren (23) dadurch erklärlich, während der Rest (57 Exemplare) zugrunde ging, ohne daß der genaue Moment des Todes festgestellt wurde. Zusammen mit den Befunden bei den Tieren (Kontr.-Nr. 86—125) hat sich aus der Versuchsreihe A_0—A_7 ergeben, daß Amputation von Augenflecken, wenn nicht allein, so doch sehr begünstigend auf die Wanderung von benachbartem Augenpigment wirkt.

Von 80 Exemplaren zeigten deren 35 eine Veränderung des Pigments in der Augenregion; stets handelte es sich dabei um ein Undeutlichwerden der Umrisse der Pigmentflecken, so, daß die letzteren in längliche Flecken sich auszudehnen schienen. Ein



Textfig. 4. Textfig. 5.

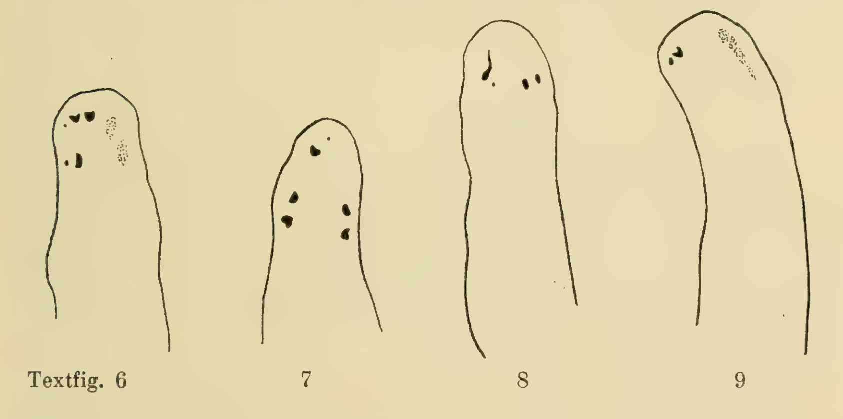
Auftreten von neuen Pigmentanhäufungen wurde bei zwei Tieren beobachtet (Kontr.-Nr. A_0 IX, X), denen also sämtliche Augenflecken amputiert worden waren (vgl. Textfig. 4 und 5). In einem dieser zwei Fälle, welche mit dem Abbeschen Zeichnungsapparat gezeichnet wurden, zeigte sich am Grund des Pharynx (von der neuen Mundöffnung aus gesehen) das Auftreten eines Netzes von Pigmentpunkten, während im anderen Fall (Kontr.-Nr. A_0 IX) zwei deutliche Pigmentpunkte sichtbar wurden. Diese zwei Vorkommnisse, welche innerhalb der Versuche A_0—A_7 einzeln dastehen, haben eine analoge Erscheinung, welche zwar nicht zu dieser Art von Operation gehört, die aber infolge ihres äußeren ähnlichen Aussehens doch in diesem Zusammenhang erwähnt sein soll. Kurze Zeit nachdem durch eine oberflächliche Verletzung ein

Stück des Hautmuskelschlauches und des darunterliegenden Parenchyms abgehoben ist, stellen sich feine Pigmentpunkte von schwarzer Farbe ein, welche das ganze durch die Operation bloßgelegte Parenchym wie mit einem Netz überziehen. Bei lateralen, nur den Hautmuskelschlauch betreffenden Verletzungen zeigte sich diese Erscheinung schon nach der kurzen Dauer von einer halben Stunde nach der Operation, während bei tiefer gehenden Verletzungen und in einigen Fällen auch bei transversalen Amputationen erst nach Tagen ein solches Netzwerk von dunkeln Punkten in Erscheinung trat. Ohne auf den histologischen Untergrund dieser Veränderungen einzugehen, geben sie Veranlassung, auf die große Verschiebbarkeit des Pigments bei diesen Tieren hinzuweisen, und auf Grund dieser, zusammen mit der übrigen, äußerst schwankenden Körperfärbung, die zwei oben erwähnten Fälle vom Auftreten von zwei Pigmentansammlungen nach Amputation aller Augenflecken, nicht als regenerativen Ersatz von Augen aufzufassen, bevor zum mindesten ein Zusammenhang dieser Pigmentanhäufungen mit Sinneszellen mikroskopisch festgestellt ist. Während bei A_0 X selbst nach mehr als 3 Monaten nach der Operation das erwähnte Pigmentnetzwerk den Boden des Pharynx einnahm, soweit dieser durch selbsttätige Erweiterung sich zeigte, so traten bei A_0 IX zwei sternförmig verzweigte, doch scharf voneinander getrennte Pigmentflecken auf, welche durch Ausläufer mit einer benachbarten, diffusen Pigmentansammlung in Zusammenhang standen. Soweit die mit einer starken Lupe (16 ×) äußerlich festgestellten Veränderungen betreffend das Auftreten von neuen Pigmentflecken nach Amputation der acht Augenflecken!

Von den 80 operierten Tieren zeigten 29 Exemplare gar keine Veränderungen in den Pigmentverhältnissen der intakt gelassenen Augenflecken, wobei 10 Exemplare während einer Zeitdauer von mehr als 100 Tagen, sechs von mehr als 70 Tagen der Beobachtung unterstanden. Bei 16 Individuen war infolge des Ablebens zu einem unbeobachteten Zeitpunkt die histolytische Zersetzung bei der nächstfolgenden Kontrolle soweit vorgeschritten, daß auch eventuelle Veränderungen in der Augenfleckenformation nicht mehr mit Sicherheit hätten festgestellt werden können.

Wie schon erwähnt, zeigten 35 Tiere jedoch mit aller Deutlichkeit Verschiebungen in der Pigmentzusammensetzung, und zwar handelte es sich mit Ausnahme der oben genannten zwei Fälle

(Kontr.-Nr. A_0 IX, A_0 X) stets um eine Verminderung oder ein Undeutlichwerden der vorhandenen Augenflecken (vgl. Textfig. 6, 7, 8, 9). Bei 22 Tieren zeigte sich eine Verminderung der gleich nach der Operation noch vorhandengewesenen Augenfleckenzahl, ohne daß ein Studium des Diffus- oder Kleinerwerdens von Flecken wahrzunehmen war. Dies hat aller Wahrscheinlichkeit nach den Grund in der relativ großen Zeitspanne, welche zwischen je zwei Kontrollierungen lag. Daß jedoch die verschwundenen Pigmentflecken nicht in toto plötzlich verloren gingen, zeigt der Umstand, daß in 20 Fällen zuerst Stadien beobachtet wurden, bei denen neben noch wohl umschriebenen Pigmentflecken solche entweder in stark verkleinerter (7 Fälle) oder in diffuser Form (13 Fälle) auftraten, während sie gleich nach der Operation ebenfalls noch eine wohlumschriebene Gestalt besaßen. In letztgenannten 13 Fällen handelt es sich stets um eine Auflösung resp. Streckung eines Fleckens zu einer pigmentierten, unscharf konturierten Fläche,



Textfig. 6 7 8 9

bei der die Längenausdehnung bedeutend überwiegt und deren Intensität stark zurücksteht gegenüber derjenigen des ursprünglichen Fleckens.

Ein Übergang von der ersten in die zweite Form oder umgekehrt wurde nicht beobachtet; es ist deshalb fraglich, ob die eine oder andere Form überhaupt eine Vorstufe darstellt oder ob nicht jene beiden äußerlich als zwei Arten der Pigmentverschiebung ebenso wahrscheinlich parallel nebeneinander auftreten, da niemals der Fall beobachtet wurde, daß ein verkleinerter Pigmentflecken später diffuse Form angenommen hätte. Ebenso ist auf Grund der Erscheinungen anzunehmen, daß die diffuse Formation sich direkt an die Normalgröße des einzelnen Augenflecks anschließt.

Die Resultate, die auf makroskopischem Wege aus dieser Versuchsreihe sich ergeben, zeigen, daß die Pigmentansammlungen, die sich mit den Sehzellen zusammen zu den äußerlich wahrnehmbaren acht Augenflecken vereinigen, in einem labilen Zustand sich befinden, so daß gewaltsame Eingriffe in ihrer Nähe, wie sie Amputationen darstellen, eine Wanderung eventuell einen Schwund und eine Neugruppierung zur Folge haben können. Es mag diese Erscheinung in Zusammenhang stehen, einerseits mit der phylogenetischen Entstehung des Hirudineenauges, bei der, wie HESSE (1897) erwähnt, „ursprünglich verstreute Sehzellen einander näherrückten und in anfangs losere Beziehung traten zu Pigmentanhäufungen, die ihnen als Blendung dienten“, andererseits mit der Natur der Pigmentkörner selbst, die (vgl. GRAF [1895]) als Exkretionsstoffe von Bothroidalzellen unter der Epidermis deponiert werden. Dadurch wird der lose Zusammenhang des Pigments mit den Sehzellen als eines nicht primär für das Sehen notwendigen Bestandteils verständlich, wie auch das äußerst variable Auftreten des Pigments an verschiedenen Körperstellen bei Individuen derselben Art.

Die eingangs erwähnten Anomalien bei eingefangenen Tieren sind in dieser Hinsicht nicht mehr alleinstehend, sie stellen sicher das Produkt von Veränderungen dar, welche während des individuellen Lebens vor sich gegangen sind. Ob jedoch stets Defekte als reizauslösende Faktoren auftreten oder ob auch ernährungsphysiologische Veränderungen den Schwund eines normalen Augenflecks bewirken können, kann an dieser Stelle nicht definifiv entschieden werden.

Die Tatsache jedoch, daß Tiere, welche operative Einschnitte erfuhren und über 3 Monate hungerten (f 57—60), nicht dei geringste Veränderung des Augenpigments zeigten, zusammen mit der oben erwähnten Beobachtung, welche sich auf 27 in dieser Hinsicht speziell untersuchte, intakt gelassene Tiere beziehen, läßt erkennen, daß bei Hirudineen Hungerzustände zum mindesten lange nicht die reizauslösende Wirkung besitzen wie operative Eingriffe in der Nähe der Augen selbst.

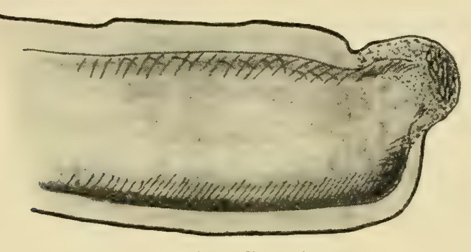
Demgegenüber tritt bei Planarien ein Zusammenhang zwischen dem allgemeinen Ernährungszustand des ganzen Körpers und dem speziellen Augenpigmentbestand in eindeutiger Weise zutage. Arbeiten, wie diejenigen von STOPPENBRINK (1905) und BERNINGER (1911) lassen es außer allem Zweifel erscheinen, daß bei diesen

Tieren infolge von Hungerzuständen eine dem Regenerationsprozeß entgegengesetzte degenerative Involution einsetzt, bei der die verschiedenen Gewebe verschieden rasch, jedoch in bestimmter Reihenfolge der Auflösung anheimfallen. E. Schultz (1905) und P. Lang (1912) speziell vermochten zu zeigen, daß dabei das Augenpigment als nicht absolut notwendige Substanz ziemlich früh degenerativ beeinflußt wird, was bei Hirudineen keineswegs der Fall ist. Der Hirudineenkörper zeigt in seiner stark vorgeschrittenen Spezialisierung der Organe im großen Gegensatz zu demjenigen der Turbellarien eine viel ausgeprägtere Konsistenz der Form, die nicht nur im Fehlen von äußerlich wahrnehmbaren Involutionserscheinungen zum Ausdruck kommt, sondern noch viel mehr in dem fast völligen Mangel des Regenerationsvermögens.

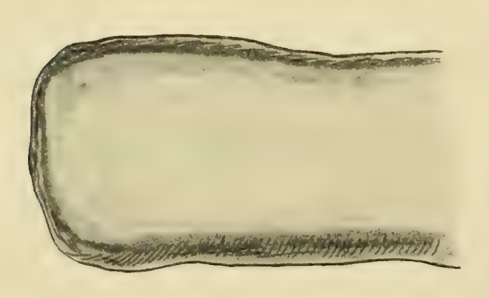
In der Versuchsreihe P, R, S, T, U, V, W wurden in sieben Gruppen je 10 Individuen operiert, wobei die Tiere von S und U die Amputation der augentragenden Ringel erfuhren; bei R wurde außer diesen Ringeln noch der Saugnapf abgeschnitten. Die Angehörigen von V verloren nur Teile des Saugnapfes, diejenigen von P die ca. 10 hintersten, diejenigen von S die ca. 30 hintersten Ringel. In der Gruppe T wurden laterale Hautmuskelpartien in der hinteren Körperregion entfernt, so daß weder der Saugnapf noch der Darmtraktus verletzt wurden, hingegen gewöhnlich Teile des Nephridial- und Geschlechtsapparates, ferner das Bothroidalgewebe. Von den 70 operierten Tieren konnten 34 zur Fixation gelangen, während die übrigen zwar während der Wundheilung Aufschluß gaben über ihr reparatives Verhalten, jedoch im Zeitpunkt des Absterbens nicht der Beobachtung unterstanden. Da beabsichtigt war, von jeder Gruppe nicht nur möglichst alte Stadien zu erhalten, sondern auch deren jüngere, d. h. solche, die dem Operationszeitpunkt nahestanden, für die mikroskopische Untersuchung zu gewinnen, so wurden nach 32 und sodann nach 42 Tagen aus jeder Gruppe je ein Tier mit Sublimat-Osmiumsäure (nach Apáthy) fixirt. Bei den die fünf vorderen Ringel entbehrenden 20 Individuen der Gruppe S und R trat nach der Amputation weder ein die Wundfläche überdeckendes Lymphzellengerinnsel auf, wie es bei weiter zurückliegenden Schnitten allgemein zu erscheinen pflegt, noch ein vorgestülptes Pharynxrohr. Dieses letztere blieb auf dem durch die Operation geschaffenen Wundniveau stehen. Von den 13 in diesen zwei Gruppen fixierten Tieren erreichten zwei 120, zwei 114 und zwei 101 Tage nach der Operation; bei diesen letzteren Stadien war die durch den Am-

putationsschnitt geschaffene sekundäre Mundöffnung bei gewissen Kontraktionszuständen des Tieres sehr stark erweitert, wobei nicht selten relativ große, eingeschluckte Luftblasen den Durchmesser des vordersten Darmabschnittes beträchtlich vergrößerten. Ein Ansaugen des Vorderendes des Tieres an Gegenstände zum Zweck der Lokomotion, ferner eine Aufnahme von dargebotener Nahrung fand in keinem Falle statt.

In der Gruppe V gelangten zwei Individuen nach 113 Tagen nach der Operation zur Fixierung; die Defekte, welche die Saugnäpfe erlitten hatten, waren auch nach dieser Zeitspanne mit aller Deutlichkeit wahrzunehmen. Eine Reparation des Saugnapfes als eines hochspezialisierten Organes fand nicht statt. Die weggeschnittenen Stücke entstammten dem distalsten Ende des Saugnapfes; mit Hilfe des übriggebliebenen Saugnapfrestes führten die Tiere fast in normaler Weise ihre Spannerbewegungen aus; selbst eine durch den Gebrauch herbeigeführte physiologische Vergrößerung der übriggebliebenen Saugfläche war nicht zu beobachten.



Textfig. 10.



Textfig. 11.

In der Gruppe R zeigte sich, wie die Amputation nur des hintersten, den After enthaltenden Ringels schon eine Ausstülpung des Darmrohres über die Wundfläche zur Folge haben kann. Textfig. 10 stellt ein solches Stadium von 71 Tagen dar; die Zahl derjenigen Fälle jedoch, bei denen kein Vorrücken des Darmrohres stattfand, steht nicht zurück gegenüber denen des erstgenannten Typus. Es besteht hier infolge der Kleinheit des hinteren amputierten Stückes noch nicht die freie Beweglichkeit des Darmrohres speziell gegenüber dem Hautmuskelschlauch, wie sie bei mehr gegen die Körpermitte gelegenen Wundflächen zu-

tage tritt (vgl. die Amputationsgröße in den diesbezüglichen Schemata). Wurde hingegen die Afteröffnung noch nicht in das Amputationsstück einbezogen, so daß bloß der Saugnapf entfernt wurde, so trat naturgemäß keine Hervorwölbung des Darmes ein; ein konkaves Wundfeldchen bildete den Abschluß, das in einem Fall nach 39 Tagen noch von Wundgerinnsel bedeckt war, ohne daß darunter eine neue Epidermis gebildet worden wäre.

Von den des Saugnapfes und der ca. 10 hinteren Ringel beraubten Tiere der Gruppe P zeigten deren sechs keine Darmausstülpungen gegenüber vier Exemplaren, die eine solche besaßen (vgl. Textfig. 11). Dieses Verhältnis verschiebt sich bei Gruppe W, deren Tiere ungefähr das hintere Körperdrittel verloren hatten, in dem Sinne, daß bloß noch ein Exemplar auftritt, bei dem der Darm an seiner Schnittwunde eingezogen blieb (W IV). Nach 62 Tagen überdeckte bei diesem Tiere in kontinuierliches Epithelreparat die Wundfläche, welches durch eine sanfte Einbuchtung die Stelle des zurückgezogenen Darmrohres verriet, ohne daß jedoch eine sekundäre Afteröffnung gebildet worden wäre. Eine solche persistierte bei den übrigen neun Exemplaren, wo das gleich nach der Operation vorgestülpte Darmrohr in dieser Stellung verharrte.



Textfig. 12.

Es tritt hier deutlich hervor, daß die Tendenz, nach einem Transversalschnitt den Darm hervorzustülpen, bei Verschiebung der Schnittebene vom distalen Körperende gegen die Körpermitte wächst.

Bei den Tieren der Gruppe T mit lateraler Hautmuskelverletzung zeigte sich eine vollkommene Epidermisüberdachung der Wundfläche (vgl. Textfig. 12). Nur in einem Falle, da durch den Ausschnitt eine Darmausbuchtung getroffen wurde, schaute nach 49 Tagen noch eine laterale, rosettenförmige Darmausstülpung nach außen, während bei den übrigen Tieren nur eine flache Einsenkung der regenerierten Epidermis das Fehlen der durch die Operation darunter entfernten Muskelschichten respektive das Ausbleiben ihres regenerativen Ersatzes andentete.

In der folgenden tabellarischen Übersicht stellt jeder Vertikalstrich ein Individuum dar, dessen Lebensdauer nach der Operation sich aus der Höhe der betreffenden Linie ergibt.

Lebenszeit nach der Operation in Tagen	Gruppe P Saugnapf + ca. 10 Ringel hinten amputiert	Gruppe R Saugnapf + 1-3 Ringel + 8 Augen amputiert	Gruppe S 8 Augen amputiert	Gruppe T seitliche Hautmuskelpartien i. d. hint. Körperhälfte exstirp.
120 110 100 90 80 70 60 50 40 30 20 10	I II III IV	I II III	I II III V VI	I II III IV

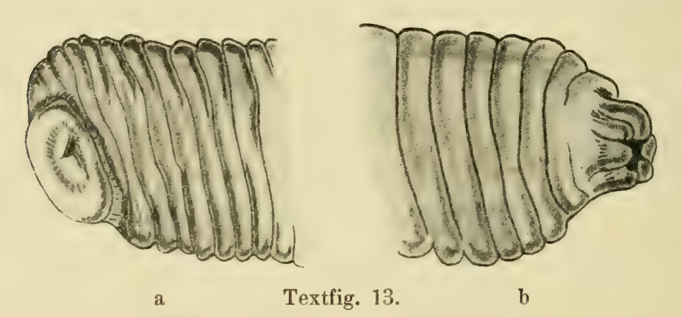
	Gruppe U 8 Augen amputiert	Gruppe V Stücke des Saugnapfes amp.	Gruppe W ca. 30 Ringel hinten amput.	
120 110 100 90 80 70 60 50 40 30 20 10	I II III IV V VI VII VIII	I II III IV	I II IV V VI	

In einer 20 Tiere umfassenden Versuchsreihe H wurden Halbierungen des Körpers in der Transversalrichtung vorgenommen. Entsprechend dem schlechten Ernährungszustand in den Monaten März und April erreichte kein Exemplar die Lebensdauer von 45 Tagen nach der Operation. Bei den vorderen Hälften (hintere Wundfläche) unterblieb in drei Fällen, bei den hinteren Hälften nur in einem Falle die Ausstülpung des Darmes. Es zeigte sich jedoch, daß kein prinzipieller Unterschied besteht zwischen diesen vier und den übrigen 36 Fällen, wo der Darm über das Niveau der Wundfläche hervorragte, indem bei jenen das Darmrohr mit deutlicher Afteröffnung am Grunde einer seichten Grube lag, eine Position, welche durch zufällige, lokale Schnittwirkungen bedingt war und ihrerseits eine größere Kontraktionsmöglichkeit der Körperringmuskelfasern distal von der Darmschnittfläche zur Folge hatte. In der Mehrzahl (36) der Fälle jedoch machte sich diese Kontraktionswirkung erst in einem geringen Abstand von

der Schnittfläche derart geltend, daß im Gegenteil dadurch die Darmschnittränder herausgepreßt wurden und sich rosettenförmig über die Wundfläche erhoben. Hierbei fand allmählich eine Überdeckung der rechts und links vom Darmrohr anfänglich freiliegenden Teile des Nephridial- und Geschlechtsapparates, der Seitengefäße durch den bis auf das Darmrohr sich verengernden Hautmuskelschlauch statt, während der Querschnitt des Bauchmarkes noch während einer längeren Zeit an der Wundfläche sichtbar blieb.

Die Versuchsreihe R, umfassend 20 Exemplare, zerfällt in zwei Abteilungen R_1 uhd R_2. Die Angehörigen von R_1 verloren am Vorderende durch Transversalschnitt ca. 20 Ringel, am Hinterende durch dieselbe Operationsweise ca. 10 Ringel. Die Tiere von R_2 erlitten zunächst dieselben Amputationen, nach 6 Tagen jedoch wurde bei jedem Tier eine quere Durchtrennung in der Körpermitte vorgenommen. In 17 Fällen von R_1 und R_2 wurde nach Entfernung von ca. 10 Ringeln am Hinterende die Darmröhre vorgestülpt; bei zwei Exemplaren zeigte sich nach der Operation ein zurückgezogenes Darmende, zwar nicht derart, daß die Hautmuskelschlauchränder einander berühren konnten, sondern daß die Darmränder am Grunde einer schwachen Grube erschienen und bei der Fixierung mit warmem Sublimat auf das Niveau der Wundfläche vorgestoßen wurden. Es sind deshalb diese beiden Fälle nicht mit denjenigen zu vereinigen, bei denen die Körperringmuskeln einen Verschluß der Wundfläche und eine Verbindung der Körperepithelränder unter sich zustande brachten. In einem Fall (R_2 X) nur trat das letztgenannte Verhalten mit aller Deutlichkeit hervor; die Wundränder des Hautmuskelschlauches wurden so stark aufeinandergepreßt, daß eine Darmöffnung fehlte. Dieses Tier wurde zum Zwecke der Einzelbeobachtung nach Verlauf von 6 Tagen nicht halbiert; nach 17 Tagen zeigte sich noch derselbe Aspekt, von da ab trat eine weißliche Verfärbung und sodann der Tod ein. Dieses Exemplar stellte einen jener Fälle dar, wo das Darmrohr infolge von inneren Spannungsverhältnissen im Momente der Amputation schon im Zustand der Retraktion sich befand, so daß die Wirkung der sich kontrahierenden Körperringmuskeln distal vom durchschnittenen Darmende allein zur Geltung kam. Das daran anschließende Verwachsen der Körperepithelränder stellt einen physiologisch unzweckmäßigen Zustand dar, der die Bildung eines funktionierenden Afters verunmöglicht. Während von den neun Tieren von R_2, welche eine Halbierung ihres Körpers

erlitten, deren fünf an der hinteren Wundfläche der vorderen Hälfte eine Darmvorstülpung zeigten, trat bei vier Exemplaren eine Mittelstellung in dieser Beziehung ein, indem das Darmrohr nicht das Niveau der Wundfläche erreichte, die Körperringmuskulatur jedoch infolge eines weißen, lymphatischen Wundpfropfes nicht imstande war, die Körperränder zu einem soliden Verschluß einander zu nähern. Nach Verlauf von 9 Tagen verschwand die weißliche Füllmasse und im selben Maße wurde die von den Körperrändern eingefaßte Höhlung von dem nachdrängenden Darmrohr ausgefüllt. Wurden die betreffenden Tiere aus ihrem Medium genommen und im Trocknen z. B. auf der Hand mit der Lupe untersucht, so konnte durch schwachen Druck das Darmende aus der Hautmuskelröhre fernrohrartig hervor- oder zurückbewegt werden. Selbst nach 30 Tagen war es noch nicht zu einer Verwachsung der Darm- und Körperepithelien gekommen. An der



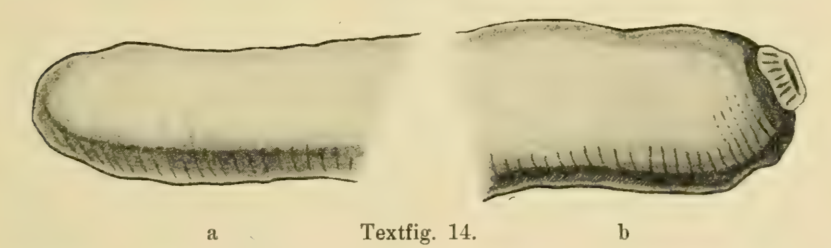
a Textfig. 13. b

vorderen Wundfläche (nach Amputation von ca. 20 Ringeln) war in allen Fällen eine im Querschnitt als Dreieck erscheinende Pharynxhöhle persistierend; Ausstülpung des Darmtraktus zeigte sich hier nicht; bei allen Tieren trat jedoch eine solche an den vorderen Wundflächen der hinteren Hälften ein, das Verhalten war im wesentlichen dasselbe wie dasjenige bei den dazugehörenden Wundflächen der oben erwähnten fünf vorderen Hälften: große Beweglichkeit des Darmrohres gegenüber dem Hautmuskelschlauch; trotzdem war es bei den zwei einzigen nach 60 Tagen zur Fixation gelangten Tieren noch nicht zum vollständigen Rückzug des Darmrohres und dem Verschluß der Wundfläche durch den Hautmuskelschlauch gekommen (vgl. Textfig. 13 und 14).

In der Gruppe M wurden 15 Exemplare in einer ersten Operation halbiert, 3 Tage später sodann den vorderen Hälften ca. 20 Ringel am Vorderende, den hinteren Hälften ca. 10 Ringel am Hinterende abgeschnitten. Bei allen Wundflächen, welche

durch die Halbierung entstanden, traten Darmausstülpungen auf, während nach den Amputationen am hinteren Ende nur in acht Fällen solche sich einstellten. An den vorderen Wundflächen der vorderen Hälften zeigte sich die weißlich gefärbte Pharynxröhre auf dem Niveau des durchschnittenen Hautmuskelschlauches. Eine Ausstülpung fand in keinem Falle statt, da der Zusammenhang des Darmrohres mit der Umgebung in dieser Körperregion ein sehr inniger ist infolge der stark entwickelten Muskulatur und des Mangels eines ausgedehnten Lakunensystems, wie es in den mittleren und hinteren Körperabschnitten inmitten des Parenchyms der Fall ist. Es gelang nur, zwei Stücke nach je 7 Tagen zu fixieren, während die übrigen, welche zu diesem Zeitpunkt noch am Leben gelassen wurden, nachher zugrunde gingen.

In der Gruppe Θ wurden bei zwei Individuen kaudale Einschnitte in der Medianebene ausgeführt, welche sich durch den Saugnapf und die ca. 10 hintersten Ringel erstreckten. Die



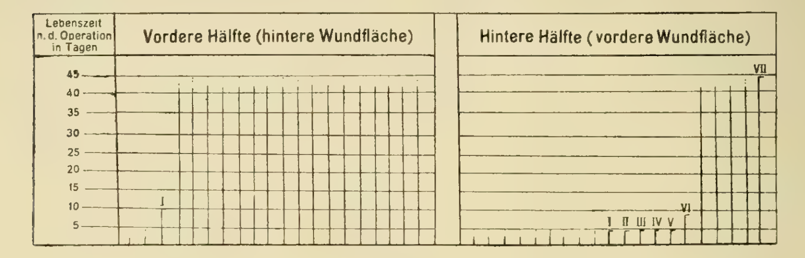
a Textfig. 14. b

Wunde wurde von einem weißlichen Gerinnsel ausgefüllt, ohne daß eine Verwachsung eintrat, da das eine Exemplar nach 2, das andere nach 7 Tagen zugrunde ging. Ein solcher Einschnitt stellt für den Körper eine große Wundoberfläche dar, die durch die hervorquellenden Darmpartien noch bedeutend vergrößert wird.

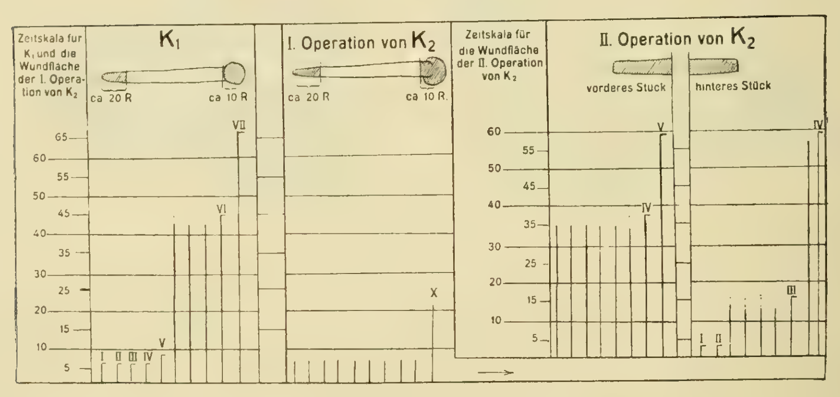
Sodann wurden an 18 Tieren in je drei Gruppen laterale Einschnitte senkrecht zur Körperachse durch Muskelschlauch und Parenchym hindurch ausgeführt. In 12 Fällen erfolgte eine glatte Verheilung der Epidermis, wobei zwar eine Einsenkung derselben zusammen mit einer zarten, durchsichtigen Ausbildungsweise der Oberhaut mit aller Deutlichkeit darauf hinwies, daß es noch nicht zu einer Regeneration der darunterliegenden Muskelpartien gekommen war. Aus der folgenden Übersichtstabelle ergibt sich die Körperregion, in der die Einschnitte vorgenommen wurden. Ein Punkt links von einem Vertikalstrich gibt eine gleiche zweite Operation in derselben Körperregion an, welche jedoch auf der

dem ersten Einschnitt entgegengesetzten Körperseite angebracht wurde. Der Zeitpunkt geht wiederum hervor aus dem Abstand des betreffenden Punktes von der Basis der Vertikalstriche, die dem Moment der Operation entspricht.

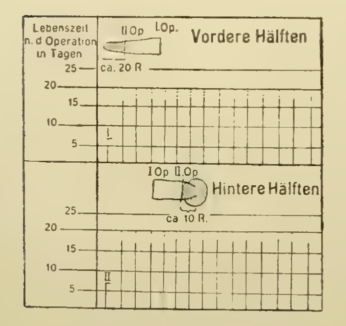
Versuchsprotokoll der Gruppe H (Halbierung von 20 Exemplaren).



Versuchstabelle der Gruppe K ($K_1 + K_2$).



Versuchstabelle der Gruppe M (Halbierungen).



Versuchstabelle der Gruppe Θ (laterale und kaudale Einschnitte).

Lebenszeit n. d. Operation in Tagen

Laterale Einschnitte (links): im hintern Körperdrittel; in der Körpermitte; im vordern Körperdrittel

Laterale Einschnitte (rechts): im hintern Körperdrittel; in der Körpermitte; im vordern Körperdrittel

Caudale Einschnitte durch ca. 10 R.

30, 25, 20, 15, 10, 5

I II III IV V VI — I II III IV

Im Sommer 1916 zeigte sich die Gelegenheit, eine Anzahl von jüngeren Herpobdelliden-Entwicklungsstadien (die mittlere Körperlänge dieser Tiere schwankte zwischen 8—15 mm) zu erhalten. In der Literatur sind die Angaben nicht selten (GLUSCHKIEWITSCH, SUKATSCHOFF, SCHULTZ u. a.), daß Tiere, deren Regenerationsvermögen im ausgewachsenen Zustand nur gering ist, in der Jugend über eine größere Fähigkeit verfügen, verloren gegangene Körperpartien wieder zu ersetzen.

Es wurden 50 Stück nun zu Operations- und gleichzeitig Kontrollzwecken ausgesondert in der Hoffnung, die bei erwachsenen Tieren gänzlich vermißte Regeneration von ganzen Segmenten bei diesen jugendlichen Formen anzutreffen; dieselbe Absicht lag auch den später vorgenommenen Versuchen an embryonalen Tieren zugrunde.

Um das Material nach möglichst vielen Operationsrichtungen auszunützen, wurden 10 Amputationsserien an je fünf Tieren vorgenommen. Nicht die Größe des operativen Eingriffs beeinflußte in erster Linie die Sterblichkeit der Tiere, als vielmehr die allgemeinen biologischen Haltungsbedingungen während der warmen Monate. Versuche an intakt gelassenen Tieren zeigten, daß der schon bei größeren Exemplaren erprobte Kiesuntergrund mit wenig hoher Wassersäule die besten Resultate für möglichst lange Lebenderhaltung ergab. Trotzdem ist später von den 50 operierten Tieren beinahe ein Drittel nach 1—2 Monaten zugrunde gegangen (rasche Verfärbung!), ohne daß es gelang, die betreffenden Stadien zu fixieren.

Die Operationen beschränkten sich im allgemeinen auf die Amputation von Saugnapf und Augen, entweder ganz oder zur Hälfte. Um eine eventuelle gegenseitige Beeinflussung von zwei Wundflächen am selben Tier zu beobachten, wurden neben die Entfernung der erwähnten Organe noch Kombinationen beider Operationsarten gestellt. Es zeigte sich jedoch, daß keine merkliche Beeinträchtigung weder der Reparationsvorgänge, noch der erreichten Zeitspanne nach der Operation sich geltend machte. Die Art der einzelnen Operationen resp. ihre physiologische Größe als Eingriff ist in dieser Beziehung von viel ausschlaggebender Bedeutung. Wenn auch aus der folgenden Tabelle (S. 60) hervorzugehen scheint, daß doppelte Wundflächen am selben Tier einen rascheren Kräftezerfall zur Folge haben, indem bei drei Tieren mit je nur einer Wundfläche die höchsten Tagesziffern

nach der Operation (86, 86, 92) erreicht wurden, so ist diese Zahl der vorgenommenen Operationen noch zu klein und die Art der Amputation, selbst bei makroskopischer Gleichheit, bei diesen Jugendzuständen so verschieden in der Bedeutung für den ganzen Körper, daß es nicht möglich ist, diese Zahlen schon einer eindeutigen Verwertung zu unterwerfen.

Tabellarische Übersicht der Gruppe $\lesssim$ (50 Exemplare jüngeren Stadiums).

Bezeichnung	Größe der Amputation	Anzahl der Tiere, welche			Anzahl der Tage, welche die zur Fixierung gelangten Tiere nach der Operation durchlebten	Höchste nach der Operation erreichte Tagesziffer. (Die in Parenthese gesetzte Zahl = Anzahl der betreffenden Tiere.)
		fixiert wurden	entflohen	zugrunde gingen		
$\lesssim_1$	4 Augen	1	1	3	12	$47 < (3) > 71$
$\lesssim_5$	4 Augen + ½ Saugnapf	3	2	—	12, 21, 71	71 (1)
$\lesssim_7$	4 Augen + $^1/_1$ Saugnapf	3	—	2	7, 12, 21	21 (1)
$\lesssim_2$	8 Augen	4	1	—	12, 21, 47, 92	92 (1)
$\lesssim_6$	8 Augen + ½ Saugnapf	2	—	3	12, 21	$44 < (2) > 59$
$\lesssim_8$	8 Augen + $^1/_1$ Saugnapf	3	—	2	12, 21, 59	$59 < (1) > 71$
$\lesssim_3$	½ Saugnapf	1	1	3	21	86 (1)
$\lesssim_4$	$^1/_1$ Saugnapf	2	3	—	12, 21	$44 < (2) > 63$
$\lesssim_9$	Halbierung	3 V.-H. 3 H.-H.	1 V.-H.	1 V.-H. 2 H.-H.	12, 21, 34	$44 <$ (3 Hälften) > 59
$\lesssim_{10}$	laterale Verletzungen	3	1	1	12, 21, 30	$71 < (1) > 86$
		25	$9^1/_2$	$15^1/_2$		

Während bei allen eingefangenen Tieren keine Unregelmäßigkeiten in der Ausbildung der Augenpigmentflecken vorhanden waren, kamen bei 15 Tieren, welche je die vier vorderen Augen verloren hatten, in drei Fällen Reduktionen vor. Bei $\lesssim_5$ trat nach 44 Tagen eine Verkleinerung eines Pigmentfleckens ein, bei $\lesssim_7$ nach 12 Tagen eine Reduktion bzw. Verschmelzung der vier noch vorhandenen Augenflecken in eine große, rechts neben der Medianebene gelegene Pigmentmasse. Bei $\lesssim_9$ verkleinerten sich an einem der hinteren Hälfte beraubten Vorderstück drei vordere Augenflecken derart, daß sie als makroskopisch (resp. mit der

Lupe) eben noch sichtbare Punkte ihre frühere Lage verrieten. Dieser letztere Zustand war aber nach 14 Tagen wieder in einen völlig normalen übergegangen, das Tier besaß von neuem acht normalgroße Augenpigmentflecken.

Bei zwei Tieren zeigten sich nach lateralen Hautmuskelschlauchverletzungen die schon bei erwachsenen Exemplaren erwähnten Pigmentpunktnetze, während sie hier nach Transversalschnitten nicht gesehen wurden. Sie weisen zusammen mit den Reduktionserscheinungen bei Augenflecken wiederum auf eine leichte Verschiebbarkeit des Pigmentes innerhalb des Körpers hin im Gefolge von äußeren Verletzungen.

Bei $\lesssim_{10}$ III trat nach 30 Tagen ein knospenähnliches Wundheilungsprodukt auf; äußerlich war die Stelle des früheren Defektes gut gekennzeichnet durch eine Einknickung des Körpers. Nach 71 Tagen trat auch diese bei ruhiger Lage des Tieres nicht mehr hervor, hingegen wurde sie bei den Spannerbewegungen noch gut bemerkbar, da unter der regenerierten Epidermis die Muskelschichten eine ganz unvollständige Reparation erfahren hatten. Durch die Kontraktion der benachbarten, intakt gebliebenen Longitudinalfasern kam in der Region der früheren Wundstelle eine asymmetrische Zusammenziehung zustande; die hinter der Reparatstelle gelegene Körperpartie bildete mit der Längsachse einen stumpfen Winkel gegenüber der davorgelegenen. Nach den 30 ausgeführten Transversalamputationen, wobei 15 die fünf vorderen Ringel, 10 den Saugnapf betrafen, während 5 Halbierungen des Körpers darstellten, wurde in der Mehrzahl der Fälle, soweit dies mit dem Mikroskop nach dem äußeren Anschein des Tieres überhaupt entschieden werden konnte, durch Kontraktion der Ringmuskeln des Hautmuskelschlauches distal von den Darmschnitträndern, die Wundfläche anfänglich gänzlich geschlossen. Zu einem Verwachsen der Schnittränder kam es jedoch in keinem Fall, indem stets der Zusammenhang des Darmlumens mit der Außenwelt durch eine Öffnung wieder hergestellt wurde. Eine Vorwölbung des Darmrohres über das Niveau der Wundfläche konnte nur in fünf Fällen beobachtet werden, und zwar nicht nach Halbierungsschnitten, sondern nach Amputation des Saugnapfes plus einiger Ringel ($\lesssim_{4}$, $\lesssim_{8}$).

Zwar zeigte sich auch bei diesen fünf Exemplaren, daß trotz der stark distal gelegenen Schnittwunde keine feste Verbindung des hervorragenden Darmrohres einerseits, mit dem übrigen Teil

Tabellarische Übersicht des fixierten Materials der Gruppe $\lesssim$.

Bezeichnung	Amputationsgröße	Lebten nach der Operation	Beobachtungen
$\lesssim_1$	4 Augen	I. 12 Tage	Keine weiteren Veränderungen.
$\lesssim_2$	8 Augen	I. 12 Tage II. 21 „ III. 47 „ IV. 92 „	} Keine Darmproliferation. Basale Anschwellung im Pharynx.
$\lesssim_3$	1/2 Saugnapf	I. 21 Tage	Nach 44 Tagen bei 4 Exemplaren physiologische Drehung des Saugnapfrestes. Nach 71 Tagen beim letzten lebenden Tier noch deutliches Vorhandensein des Defektes.
$\lesssim_4$	1/1 Saugnapf	I. 12 Tage II. 21 „	Nach 54 Tagen bei 2 Exemplaren Darmvorstülpungen, welche sich gegenüber dem Hautmuskelschlauch separat bewegen können.
$\lesssim_5$	4 Augen + 1/2 Saugnapf	I. 12 Tage II. 21 „ III. 71 „	Bei einem Exemplar Verkleinerung eines Pigmentfleckens.
$\lesssim_6$	8 Augen + 1/2 Saugnapf	I. 12 Tage II. 21 „	Nach 44 Tagen bei den noch 2 lebenden Tieren keine Veränderungen.
$\lesssim_7$	4 Augen + 1/1 Saugnapf	I. 7 Tage II. 12 „ III. 21 „	Besaß nur noch einen Pigmentflecken.
$\lesssim_8$	8 Augen + 1/1 Saugnapf	I. 12 Tage II. 21 „ III. 59 „	Kleine Darmvorstülpung, gegenüber dem Körperepithel verschiebbar.
$\lesssim_9$	Halbierung	I. 12 Tage II. 21 „ III. 34 „	
$\lesssim_{10}$	Laterale Hautmuskelschlauchverletzung	I. 12 Tage II. 21 „ III. 30 „	Nach 30 Tagen Epidermisausheilung, noch funktionelle Verkrümmung der Körperachse. Nach 71 Tagen Geradestellung.

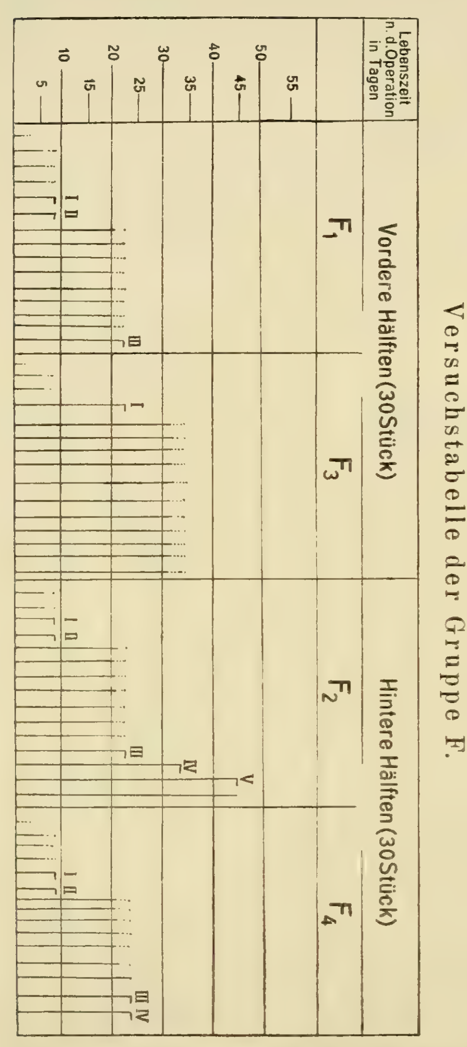
der Wundfläche anderseits zustande kam, selbst nach 2 Monaten nicht. Je nach dem Kontraktionszustand des ganzen Körpers fand ein fernrohrartiges Hervorstülpen und sodann ein Zurückziehen des Darmtraktus statt.

Am Vorderende konnte selbst mit Hilfe des Mikroskops nicht entschieden werden, ob eine Öffnung des Pharynx persistierte. Eine Ausstülpung des Pharynx nach vorn ($\lesssim_1$, $\lesssim_2$, $\lesssim_5$, $\lesssim_6$, $\lesssim_7$, $\lesssim_8$) fand nicht statt.

Eine Regeneration von ganzen Segmenten wurde auch hier an diesen jüngern Exemplaren nicht beobachtet; es kamen jedoch nach kurzer Zeit Epidermisreparate zustande. Folgende Übersicht erstreckt sich nur auf die zur Fixation gelangten Tiere.

Sodann wurden bei 30 Exemplaren desselben Alterszustandes in einer Versuchsgruppe F durch Transversalschnitte Halbierungen vorgenommen und die Tiere isoliert nach Hälften. Die Größe der Amputation und ferner der schlechte Ernährungszustand nach der Winterruhe hatte zur Folge, daß bloß vier vordere und neun hintere Hälften fixiert werden konnten. Obschon hier die hinteren Hälften größere Zeiträume nach der Operation durchlebten, geht aus dieser Versuchsreihe zahlenmäßig nicht gleich deutlich die schon früher festgestellte Tatsache hervor, daß die vorderen Stücke nach dem Verlust ihrer hinteren Hälften ungleich weniger imstande sind, das Leben fortzusetzen, als die hinteren Hälften, welche die vorderen Stücke verloren. Es ist dies vom physiologischen Standpunkte aus eine ganz oberflächliche Betrachtungsweise, aber die oben erwähnte Tatsache läßt doch erkennen, daß, wie der metamere Bau des Hirudineen-Körpers in den anatomischen Verhältnissen Störungen erfahren hat, er auch in den energetischen Äquivalenzen der einzelnen Körperabschnitte Unterschiede aufweist. Nur in einem Fall wurde an einer nach hinten gerichteten Wundfläche ein vorgestülpter Darm beobachtet, während es in der Mehrzahl der übrigen Fälle zu einem festen Zusammenschluß der Körperepithelränder kam, so daß auch die Darmöffnungen verloren gingen. Infolge der Gleichheit der Körperregion, aus der die beiden Wundflächen stammten, ergab sich kein Unterschied in bezug auf das Verhalten der Darmschnittränder bei Vorder- und Hinterhälften; hingegen trat deutlich hervor, daß bei diesen jungen Stadien im Vergleich zu den früher besprochenen älteren das Hervorstülpen des Darmrohres über das Niveau der Wundfläche stark in den Hintergrund tritt.

Im Sommer 1916 bot sich die Gelegenheit, ganz junge Stadien von Herpobdella in den Kreis der Versuche einzuschließen, indem man dabei von einer größeren Anzahl von Kokons mit den darin von Eiweiß umspülten Embryonen ausging. Da die jungen Tiere eine relativ lange Zeit im Kokon verharren und auch nach dem ersten Ausschlüpfen wieder in denselben zurückkehren können, so ist die Aufzucht nicht mit den gleich großen Schwierigkeiten verbunden, wie das später noch bei den Glossosiphoniden zu erwähnen ist.



Versuchstabelle der Gruppe F.

Infolge der Kleinheit und der raschen Bewegungen der Objekte (mittlere Länge ca. 3 mm) wurden in der weitaus größten Anzahl der Fälle Transversal- und sodann auch Lateralschnitte vorgenommen. Diese jungen Stadien schließen hauptsächlich zwei Vorteile für die Operation in sich: einerseits ist der eingeschluckte Dotter im Darmin so reichlicher Menge vorhanden, daß die später durch die Operation hervorgerufene Unfähigkeit, Nahrung aufzunehmen, allem Anschein nach vom Tier leicht ertragen wird. Es war in den meisten Fällen auch möglich, die operierten Exemplare in die im Kokon vorhandenen Eiweißreste zurückzubringen, so daß jene in natürlichen Umweltsbedingungen weiterleben konnten. Anderseits bietet der Körper infolge seiner noch sehr starken Transparenz für mikroskopische Untersuchungen am lebenden Tier sehr klare Übersichtsbilder. Auf diese Weise

konnten nicht nur außerhalb vom Körper vor sich gehende Veränderungen verfolgt werden, sondern es trat speziell das Verhalten des Darmrohres in einiger Entfernung von der Wundfläche deutlicher zutage.

Da diese jungen Tiere durch Narcotica, wenn nicht getötet, so doch sehr merklich geschädigt wurden, so mußte in der Folge ganz davon abgesehen werden, die Tiere vor der Operation auf diese Weise zu beruhigen. Mit größerem Erfolg wurde dies erreicht durch einfachen Wasserentzug. Am sichersten konnten die Schnitte geführt werden auf trockener, glatter Unterlage, wo es ebenso auch leicht möglich war, die für die Fixierung bestimmten, operierten Tiere in gestrecktem Zustande mit Sublimatsalpetersäure (nach SUKATSCHOFF) zu überraschen, wenn ein Tropfen dieses Gemisches dem etwas angetrockneten Tiere mittels eines weichen Pinsels über den Rücken gestrichen wurde. Dank des Umstandes, daß die Tiere nach der Operation weiter im Kokon belassen werden konnten, wurden, im Vergleich zu den Verhältnissen bei erwachsenen Tieren, große Tagesziffern erreicht.

Im ganzen konnten 95 Embryonen operiert werden, wodurch 119 Wundflächen geschaffen wurden. In 63 Fällen schloß sich eine Fixation an, während das übrige Material entweder im abgestorbenen Zustande gefunden wurde oder, was nicht allzuselten vorkam, verloren ging, eventuell Parasiten zum Opfer fiel. Da ein Entfliehen aus dem Kulturgefäß so gut wie ausgeschlossen war, während andererseits in solchen Fällen stets Unmengen von Ciliaten und Rotatorien sich fanden, so scheint die Annahme gerechtfertigt, daß diese operierten Tiere entweder direkt ein Raub der erwähnten Kleinlebewesen geworden oder wenigstens nach ihrem Tode von diesen letzteren sehr schnell zerlegt worden sind. In keinem Falle wurde direkt beobachtet, daß die Embryonen im lebenden Zustande angefressen wurden. Bei einem Exemplar der Gruppe VIII, welches bereits tot und mit Anzeichen einer beginnenden Histolyse gefunden wurde, zeigte sich eine laterale Epidermisverletzung an der linken Körperseite, umschwärmt von einer großen Menge von Paramäcien. Bei einem anderen Exemplar, welches wie das vorige nur den Saugnapf verloren hatte, steckte der Hinterkörper des toten Tieres in einer losgelösten Cuticulakappe — eine Erscheinung, die bei Haemopis besonders häufig auftritt; — der dadurch entstandene Hohlraum zwischen Körperwand und Cuticula war von fünf Paramäcien belebt, während Vorticellen und Rotatorien, sehr wahrscheinlich

durch die Bakterienflora angezogen, die unmittelbare Umgebung der Cuticulakappe bevölkerten. MEYER (1904) erwähnt, daß Cyprididen in großer Menge sich bei einem Haemopisexemplar in einer dorsalen Wunde fanden, die bis in das subepidermoidale Bindegewebe hinabreichte.

Ausgeführt wurden 17 Amputationen, welche nur den Saugnapf betrafen, 8 laterale Einschnitte, 70 Transversalamputationen, durch die 43 hintere und 46 vordere Wundflächen geschaffen wurden, miteingeschlossen die Halbierungsschnitte, durch die je zwei Wundflächen für Wundheilungsprozesse in Betracht kamen. In den meisten Fällen wurde jedoch nur ein kleinerer Bruchteil des Körpers amputiert; auf eine genaue Ringelangabe in jedem einzelnen Fall vor der Operation mußte infolge der Kleinheit des Tieres und seiner lebhaften Bewegungen verzichtet werden. Auch eine Zählung von Ringeln der amputierten Stücke unter dem Mikroskop stieß meistens infolge der wechselnden Kontraktionsspannungen der Oberfläche auf Schwierigkeiten und machte eine genaue Bezeichnung direkt illusorisch. Während der praktischen Ausführung der Versuche ergab sich als ausreichend zweckdienlich, folgende Amputationsgrößen zu unterscheiden:

Amputationen 1. am oder des Saugnapfes, 2. des hinteren Körperviertels, 3. des hinteren Körperdrittels, 4. der Körperhälfte (Halbierung), 5. des vorderen Körperdrittels, 6. der augentragenden Ringel. Dazu kommen noch fünf Fälle von Schrägschnitten, von denen zwei sich auf das vordere Körperdrittel beziehen. An sieben Exemplaren wurden laterale Einschnitte ungefähr in Körpermitte senkrecht zur Längsachse ausgeführt, wobei nur Epidermis und Hautmuskelschlauch, nicht aber der Darmkanal mit seinen dotterhaltigen Ausbuchtungen verletzt wurde.

Da die Afteröffnung bloß durch drei Ringel vom Saugnapf getrennt ist, eine Entfernung, welche nicht die Länge eines Zehntelmillimeters erreicht, so wurde bei der beabsichtigten Saugnapfamputation in zwei Fällen auch noch das hinterste Ende des Darmkanales angeschnitten, worauf in einem Falle (X γ) sofort, im anderen VIII a) im Verlauf von 14 Tagen eine schwache Darmvorstülpung stattfand. Bei Kontr.-Nr. X γ wurde späterhin die Ausstülpung wieder auf das Niveau der Schnittfläche zurückgezogen. Von den übrigen 16 am Saugnapf operierten Tieren gingen 10 im Verlaufe von wenigen Tagen zugrunde, während sechs Tiere auch innerhalb von 20 Tagen nicht die geringste Vorwölbung aufwiesen, welche als regeneriertes Gewebe hätte

angesehen werden können. Der ungünstige Umstand, daß von 18 operierten Tieren bloß deren acht längere Zeit am Leben blieben (zur Fixation gelangte keines) findet zum Teil seine Erklärung darin, daß die ihres Saugnapfes beraubten Tiere, besonders wenn der letztere nur zum Teil entfernt worden war, durch diesen verhältnismäßig kleinen Defekt in ihren Bewegungen nicht allzu stark behindert waren und deshalb den aufgeschnittenen Kokon, in den sie nach der Operation zurückgebracht worden sind, verlassen konnten. Infolge der veränderten, noch ungünstig wirkenden Außenbedingungen gingen diese Tiere doch eher zugrunde als diejenigen, welche größere Amputationen erlitten, aber deshalb fast bewegungslos in der Nährlösung des Kokons verharren mußten.

Bei den lateral verletzten Tieren zeigten alle sieben nach 4 Tagen ein Epidermisreparat, während die darunter liegenden Muskelschichten noch unterbrochen waren und eine Einsenkung der neugebildeten Epidermis bedingten. Nach 11 Tagen zeigten bei einem Individuum (XVI ξ) auch die von beiden Seiten gegen die Wundstelle ausstrahlenden Längsmuskelfasern eine derartige gegenseitige Annäherung, daß das Epithelreparat bereits glatt über die Wundstelle verlief, während ein anderes Exemplar (XVI ε) noch dasselbe Reparationsstadium aufwies, wie 7 Tage zuvor. Es zeigte sich dies deutlich bei den Bewegungen des Körpers, indem der letztere an der früheren Wundstelle immer noch die charakteristische Einknickung besaß. Fünf Tiere mit reparierter Epidermis konnten fixiert werden.

Von den 94 Wundflächen, welche durch Transversal- und Schrägschnitte entstanden waren, konnten 71 Aufschluß geben über die primären und zum Teil auch definitiven reparativen Reaktionen, die sich an den Amputationsschnitt anschlossen. Davon stellen 39 vordere und 32 hintere Wundflächen dar, so daß die ersteren immer an hinteren, die letzteren immer an vorderen Teilstücken auftraten. Es hat sich jedoch ergeben, daß diese Unterscheidung bei der Feststellung der Häufigkeit der Darmausstülpung speziell nicht von Bedeutung ist gegenüber der Bestimmung der Region, aus der sowohl die nach vorn als nach hinten gerichtete Wundfläche stammt. In sieben nach der Körperregion eingeteilten Kategorien haben sich folgende Verhältnisse ergeben, wobei die vier ersten Gruppen sich auf vorwärts gerichtete, die drei letzteren auf nach hinten gerichtete Wundflächen beziehen.

	Zahl der Wundflächen	Amputationsgröße	Zahl der Darmausstülpungen
1.	5	Augentragende Ringel	1
2.	8	Vorderes Viertel	0
3.	10	„ Drittel	1
4.	14	Vordere Hälfte	3
5.	14	Hintere „	4
6.	5	Hinteres Drittel	1
7.	13	„ Viertel	3

Die in der ersten Gruppe angeführte Darmausstülpung war so beschaffen, daß sie nur bei gewissen Kontraktionszuständen zum Vorschein kam, jedoch fernrohrartig wieder ins Innere zurückgezogen werden konnte.

Die unter Gruppe 3 erwähnte Darmausstülpung verschwand nach 24 Tagen ganz und es war am vorderen Ende nur eine von Zeit zu Zeit sich erweiternde Mundöffnung zu beobachten. Zwei in Gruppe 4 angegebene Ausstülpungen wurden nach 6 resp. 12 Stunden schon fixiert, so daß in diesen zwei Fällen die Frage offen bleibt, ob diese Ausstülpungen im Verlauf der folgenden Tage persistiert hätten. Die dritte Ausstülpung von Gruppe 4 und eine solche von Gruppe 5 gehörten den Wundflächen desselben Tieres an, welches halbiert worden war. Die gleich nach der Operation erschienenen Darmenden verschwanden im Verlauf von 6 Tagen wieder vollständig; es zeigte sich an der hinteren Hälfte eine persistierende Mundöffnung, während eine Darmöffnung an der hinteren Wundfläche des vorderen Stückes nicht vorhanden war.

In den sieben Fällen (sie verteilen sich auf Gruppe 5—7), da während der Beobachtungszeit kein Zurückziehen des Darmes stattfand, zeigte schon makroskopisch das momentane Auftreten der Vorstülpung nach der Operation, daß es sich um ein wahres Stück des Darmrohres handelte, welches höchstens bei Unkenntnis der ersten Stadien eine Regenerationsknospe vorzutäuschen vermochte. An derjenigen hinteren Hälfte (XXIV α), welche die höchste Zeitdauer nach der Operation lebend erreichte (51 Tage), war nicht die geringste Proliferation auch bei verschiedenen Kontraktionszuständen wahrzunehmen. Nicht entschieden werden konnte bei diesem Exemplar, ob eine Mundöffnung oder ein fester Verschluß vorhanden war; dieses letztere fand sich im übrigen

sonst als Regel, vielleicht in Zusammenhang mit der Eiweißernährung aus dem dotterhaltigen Darmkanal.

Eine Regeneration von Ringeln konnte auch bei diesen jüngsten Stadien nicht beobachtet werden; es zeigten sich nur rasch verlaufende Epidermisreparationsprozesse.

I. Tabellarische Übersicht der Reparationsversuche an Embryonen.

Lebenszeit n. d. Operation in Tagen	I	II	III	IV	V	VI
	α vorn ¼ amp. β hinten ¼ amp. γ hinten ⅓ amp.	α vorn ¼ amp. β hinten ¼ amp. γ hinten ⅓ amp.	α vorn ⅓ amp. β hinten ¼ amp. γ hinten ⅓ amp.	α vorn ⅓ amp. β hinten ¼ amp. γ hinten ⅓ amp.	α vorn ⅓ amp. β hinten ¼ amp. γ hinten ⅓ amp.	¼ hinten amp
50 – 40 – 30 – 20 – 10	α	α β γ* γ	α	α β	α β γ	δ

	VII	VIIII	IX	X	XI	XII
	augentragende Ringel amputiert	Saugnapf amput.	Halbierung Vorderend | Hinterend	α, β vorn ¼ amput. γ, δ, ε Saugnapf amput.	α, β schrägvorn⅓ amp. γ, δ, ε .. hinten ¼ amp.	Halbierung Vorderend | Hinterend
50 – 40 – 30 – 20 – 10	α β γ δ ε	β γ α	α η β γ δ ε ζ ϑ	β γ δ ε	α β γ δ	α β γ δ

	XIII	XIV	XVI	XVII	XVIII	XIX
	vorn ¼ amputiert	Halbierung Vorderend | Hinterend.	lateraler Einschnitt	α vorn ⅓ amp. β hinten ¼ amp. γ hinten ⅓ amp.	α vorn ⅓ amp. β hinten ¼ amp. γ hinten ⅓ amp.	α vorn ⅓ amp β hinten ¼ amp γ hinten ⅓ amp
50 – 40 – 30 – 20 – 10	α β γ δ	α β γ δ ε ζ ϑ	α β γ δ ε ζ	α β γ	α β γ	α β

	XX	XXI	XXII	XXIII	XXIV
	α vorn ⅓ amp. β hinten ¼ amp. γ hinten ⅓ amp.	α vorn ⅓ amp. β hinten ¼ amp. γ halbiert	α vorn ¼ amp. β hinten ¼ amp. γ halbiert	Stück von Saugnapf amputiert	Halbierung Vorderend. Hinterend
50 – 40 – 30 – 20 – 10	18 Std. α	12 Std α β γ	6 Std α β		α

II. Tabellarische Übersicht der Reparationsversuche an Embryonen,
geschieden nach Operationen und Darmausspülungen.
Fixiertes Material ist unterstrichen.

Operationsweise	Keine Ausstülpung			Ausstülpung		
1. Amputation am Saugnapf	VIII β, γ, X δ, ε, XVI ξ, XXIII γ			VIII α, X γ ←		
	6	—	[6]	2	—	[2]
2. Wundflächen in der vorderen Körperhälfte	I α, II α, III α, IV α, V α, VII α, VII β, δ, ε, IX β, η, X β, XI α, XII α, β, γ, XIII α, β, γ, δ, XIV α, β, ε, ϑ, ι, XVII α, XVIII α, XIX α, XX α, XXI α, XXII α			VII γ, ↔ XI β, ← IX α, XIV ξ ←		
	6	25	[31]	2	2	[4]
3. Wundflächen in der hinteren Körperhälfte	II β, II γx, IV β, V β, γ, VI δ, VI ε, IX γ, δ, ε, ξ, ϑ, XI δ, XII δ, XIV γ, δ, ϰ, λ, XVII β, γ, XIX γ, γx, XX β, γ, XXI β, XXII β, XXIV α			XI γ, XIV η, XVIII β, γ, ← XIX β, XXI γ, γx, XXII γ, γx		
	4	23	[31]	1	8	[9]
4. Laterale Wundflächen	—			XVI α, β, γ, δ, ε, ξ		
	—	—	—	1	5	[6]

Die erste der zwei obenstehenden Tabellen gibt den Umfang dieser letzten Versuche an embryonalen Tieren an in Zusammenhang mit den erreichten Zeitstufen. Die oben durch einen horizontalen Strich abgeschlossenen Vertikallinien stellen Tiere dar, welche fixiert werden konnten, im Gegensatz zu den punktiert weitergeführten Individualstrichen, die auf ein Ableben zu einem nicht beobachteten Zeitpunkt hindeuten.

In der zweiten Tabelle sind nur diejenigen Tiere aufgenommen, die entweder fixiert wurden oder Beobachtungen noch nach mehr als 10 Tagen ergaben. Sie stellt die Tiere nach dem Operations-

modus und nach der Unterscheidung: Darmausstülpung oder nicht, zusammen.

In einer letzten Versuchsreihe f sind einerseits die bereits erwähnten Veränderungen an der Wundfläche nachgeprüft, anderseits auf Grund veränderter physiologischer Bedingungen die bis jetzt gemachten Beobachtungen ergänzt worden.

Es wurden 69 erwachsene Herpobdellidenindividuen operiert. In drei Fällen kam zur Entfernung einer bestimmten Ringelzahl das früher schon erwähnte Ligaturverfahren zur Anwendung; diesmal jedoch nicht mit demselben Erfolg, da sich stets nekrotische Infektionserscheinungen einstellten, bevor es zu einer Trennung der beiderseits der Ligatur gelegenen Stücke kam.

31 Amputationen — 26 Transversal- und 5 Schräg- (über mehrere Ringel sich erstreckende) Schnitte — zeigten die bereits früher berührte Tatsache, daß die Hervorstülpung und sodann auch die sekundäre Retraktion des Darmrohres in um so stärkerem Maße erfolgt, je weiter proximalwärts der Amputationsschnitt gelegen ist. Bei stark kaudalwärts geführten Schnitten erfolgte kein Schluß des Darmrohres, eine Afteröffnung war stets wahrnehmbar. Um zu untersuchen, in wie starkem Maße eventuell der Mangel des Regenerationsvermögens der durch eine vollständige Trennung isolierten Körperteilstücke beeinflußt werde durch günstige und ungünstige Umweltsbedingungen, wurden bei 35 Exemplaren nur Transversaleinschnitte vollführt, so daß zwar der Darmkanal durchtrennt war, nicht aber die beiden lateralen Gefäße und das Bauchmark zusammen; mindestens zwei von diesen letzteren blieben bei jeder Operation intakt. Bei drei Individuen erfolgten die Einschnitte von der dorsalen Seite her, so daß das Bauchmark und meistens auch die Seitengefäße unberührt blieben. Bei acht Individuen wurde das Bauchmark und der Darmkanal durch einen Einschnitt von der ventralen Seite her transzidiert, und in 24 Fällen blieben Bauchmark und das eine Lateralgefäß intakt, indem der Einschnitt von der gegenüberliegenden Seite her ausgeführt wurde. Die Operationen verteilen sich mit 14 auf die Körpermitte, 10 auf die vordere, 11 auf die hintere Körperhälfte.

Als erste Reaktion erfolgte ein Vorstülpen der beiden Darmschnittränder nach der geöffneten Körperseite, nicht allmählich, sondern mehr explosionsartig. Es ist dies zurückzuführen nicht so sehr auf ein Vorstoßen des Parenchyms, als vielmehr auf eine Auswärtsbewegung der Darmschnittränder infolge Kontraktion der

Darmlängsmuskeln, in analoger Weise zu den Darmbewegungen nach Transversalamputationen. Da jedoch bei diesen Einschnitten die einander gegenüberstehenden Darmschnittränder gegenseitig in ihrer Ausdehnung sich hemmen, so erfolgt eine Einknickung der Körperachse nach der der Einschnittstelle entgegengesetzten Seite hin. Es war nun zu verfolgen, ob bei den jetzt bedeutend besseren physiologischen Bedingungen — die Ernährung der beiden Körperstücke war infolge des bloßen Einschnittes eine wesentlich vollkommenere — eine Verwachsung der beiden Darmschnittränder erfolgen werde. Eine solche fand in keinem Falle statt. Schon der äußere Aspekt der fast parallel zueinanderstehenden, über die Oberfläche hervorragenden Darmschnittränder zeigte die histomechanischen Schwierigkeiten, mit welchen eine solche Reparation des Darmkanales verbunden gewesen wäre. Ebenso blieb ein Überwachsen der Prominiscenzen durch ein Epithelreparat vollständig aus. Bei mehr als 100 Tage alten Stadien (f 57, 58, 59, 60) zeigten sich bei guten Lebensäußerungen der Tiere noch mit aller Deutlichkeit die zwei nach derselben Seite blickenden Darmvorstülpungen; die anfängliche Knickung der Körperachse war infolge physiologischer Streckung fast gänzlich geschwunden. Eine große nervöse Selbständigkeit von einzelnen Körperabschnitten zeigte sich darin, daß bei durchschnittenem Bauchmarkstrang die hinter dem Schnitt liegende Partie nicht nur in der Ernährungstätigkeit durch die Lateralgefäße, sondern ganz besonders in den Bewegungen des Tieres trotz der Diskontinuität des Bauchstranges keine abnormen Erscheinungen aufwies.

Da die ausgeführten Operationsschnitte für den Körper keinen direkten Verlust von Segmenten bedeuteten, wie dies bei den früheren Amputationen der Fall gewesen ist, sondern höchstens eine Preisgabe der durch den Schnitt verletzten Zellelemente, so bestand bei dieser Art von Operation eine für die Regelung der gestörten Gleichgewichtsverhältnisse im Körper physiologisch wesentlich bessere Vorbedingung.

Wenn trotzdem nicht zu allerletzt aus histomechanischen Gründen die Wiederherstellung eines kontinuierlichen Darmkanals und damit eine für das normale Leben primitiv erscheinende Reparation nicht eintritt, so darf daraus im Verein mit den früheren Resultaten zum mindesten auf ein äußerst geringes Reparationsvermögen des Hirudineenkörpers geschlossen werden, wobei

sich das letztere nur auf die Regeneration der Epidermis beschränkt.

In diesen letzteren Fällen ist es die eigenartige Zwangsstellung der gegeneinander gepreßten, nach der Einschnittseite gerichteten Darmschnittränder, welche ein Zurückziehen und Verwachsen der letzteren verunmöglichen.

Wie weit hier und auch bei den früheren Versuchen eine potentielle Regenerations- und Reparationsfähigkeit des Hirudineenkörpers in Betracht fällt, muß im Rahmen dieser Arbeit außer acht gelassen werden. Es sei hier nur darauf hingewiesen, daß ohne Zweifel neben rein histomechanischen Hindernissen, eine auf der Konsistenz des ganzen Körpers beruhende, geringe Verletzbarkeit nicht von der Hand zu weisen ist als Grund für eine geringe selektive Ausbildung des Regenerationsvermögens des Hirudineenkörpers im allgemeinen.

3. Rhynchobdellidae.

Literaturangaben.

Die zwei bis jetzt berücksichtigten Genera stellen infolge verschiedener gemeinsamer Merkmale innerhalb der Ordnung der Hirudineen eine Einheit vor. Von jenen seien hier nur erwähnt: das fünf Ringel umfassende Mittelkörpersomit, stärkste Reduktion des Cöloms, das Fehlen echter Blutgefäße mit eigenen Wandungen, starke Entwicklung des Cölothels als Körperparenchym. Die Gattungen Haemopis und Herpobdella setzen sich dadurch in Gegensatz zu der anderen Unterordnung der Hirudineen, den Rhynchobdelliden, welche durch das Vorhandensein eines vorstreckbaren Rüssels genügend charakterisiert ist. Durch die weniger weit vorgeschrittene Reduktion des Cöloms, durch das Vorhandensein von medianen echten Blutgefäßen mit eigenen Wandungen werden überdies diese Vertreter in näheren verwandtschaftlichen Anschluß mit den übrigen Anneliden gebracht, obschon bei ihnen der infolge der parasitären Lebensweise plattgedrückte Körper sie äußerlich als spezialisiertere Formen erscheinen läßt als die Repräsentanten der Arhynchobdelliden (Haemopis, Herpobdella) mit ihrer fast drehrunden Querschnittsform. Diese letztere kann auf Grund der oben genannten inneren Organisationsmerkmale aber unmöglich den Wert einer ursprünglichen besitzen; vielmehr sind die Arhynchobdelliden (Gnathobdelliden) als äußerst spezialisierte Formen noch weiter von dem übrigen

Annelidenstamm zu entfernen als die Rhynchobdelliden, indem sie von der primär streng parasitären Lebensweise der Hirudineen zu einer freien räuberischen Tätigkeit zurückgekehrt sind.

Es lag deshalb nahe, auch Vertreter der Rhynchobdelliden in den Kreis der Regenerationsversuche hineinzuziehen, um ihre direktere Verwandtschaft mit den Anneliden eventuell auch durch ein größeres Regenerationsvermögen zum Ausdruck gebracht zu sehen.

Die Angaben der Autoren, welche sich auf die Reparationsprozesse bei den Rüsselegeln beziehen, finden sich noch in spärlicherer Zahl vor als diejenigen bezüglich Haemopis und Herpobdella. Es mag dies neben der vielleicht geringeren Heranziehung dieser Formen zu Regenerationsversuchen infolge der größeren Seltenheit einiger hierhergehöriger Vertreter hauptsächlich in der kleineren Widerstandsfähigkeit dieser Tiere selbst gegenüber operativen Eingriffen begründet sein.

1904 veröffentlichte Meyer seine Resultate, welche er an Clespine sexoculata s. complanata S. gefunden hatte, nachdem gleiche Versuche an den pigmentarmen Rhynchobdelliden: Cleps. heteroclita und Cleps. bioculata dargetan hatten, daß diese beiden letzteren Formen ungleich leichter operativen Eingriffen erlagen und sich deshalb hierzu weniger eigneten.

Meyer ging in gleicher Weise vor, wie dies früher schon bei den Gnathobdelliden beschrieben worden ist. Um die Reparationsvorgänge an der Epidermis zu untersuchen, wurden aus dem Körperrand halbmondförmige Stücke entfernt. Nach 47 Stunden ist der Defekt von einer kontinuierlichen Epitheldecke überzogen. Da der Autor diese Versuche an Clepsine, Nephelis und Aulastomum zugleich ausführte, sie aber nicht gesondert beschrieb, so ist es nicht möglich, den Angaben irgendwelche Unterschiede im regenerativen Verhalten der einzelnen Spezies zu entnehmen. Meyer unterläßt es ferner darauf hinzuweisen, daß er bei allen drei verwendeten Formen gleiches Verhalten in der Wiederherstellung der Körperdecke konstatieren konnte; es bleibt somit zum mindesten unklar, ob die erwähnten Angaben vom völligen Ersatz der Epidermis sich in gleicher Weise auf Vertreter sowohl der Rhynchobdelliden wie der Arhynchobdelliden beziehen.

Bei Besprechung der Reparationsprozesse, welche sich an eine quere Durchtrennung des Körpers anknüpfen, erwähnt Meyer die Bildung eines Epithelreparates, welches fast immer unvermittelt sich der Schnittfläche anlegt und erst im Verlauf des

Heilungsvorganges die sich nicht berührenden Ränder des alten Körperepithels verbindet; in welchem Zeitraum dieser Prozeß vor sich geht, wird nicht gesagt. Eine Wiederherstellung von Segmenten blieb aus.

Nach Perforationen mittels der Hohlsonde in der Nähe des seitlichen Körperrandes wurde der Wundkanal nach 40 Tagen von einem feinfaserigen Gewebe ausgefüllt, welches selbst den Boden für die neugebildete Epidermis darstellte.

1905 veröffentlichte Nusbaum die Ergebnisse seiner Versuche, welche er in gleicher Weise wie an Nephelis und Aulastomum auch an Clepsine angestellt hatte. Nähere Speziesbezeichnungen fehlen. Vorgenommen wurden Transversalschnitte durch die vordere und hintere Körperhälfte sowie in der Körpermitte. Wiederherstellungsvorgänge werden vom Autor nicht erwähnt.

Im Gegensatz zu den beiden vorangehenden Autoren glaubt Gluschkiewitsch (1907) positive Regenerationsergebnisse an Clepsine tessellata Fr. Müll. erhalten zu haben. 20 Tiere wurden am Vorder- und ebensoviele am Hinterende einer Anzahl Ringel beraubt; die Größe der Amputation wird nicht näher bezeichnet. Bei den am Vorderende operierten Tieren zeigten sich drei vollständige und fünf unvollständige Regenerate nach 23 Tagen, während die am Hinterende operierten Exemplare nach derselben Zeit nur zwei unvollständige Regenerate aufwiesen.

Diese positiven Regenerationsergebnisse schreibt der Autor der Verwendung von jungem Material zu. Die Tatsache, daß 3—3$^1/_2$ mm lange Tiere 23 Tage lang nach der Operation lebend erhalten werden konnten, ist an dieser Stelle deshalb bemerkenswert, weil bei drei anderen Rhynchobdellidenspezies, welche in den später zu erwähnenden, eigenen Versuchen benützt wurden, es nicht gelang, diese jungen Tiere längere Zeit nach der Operation am Leben zu erhalten. Ob die Verschiedenheit der verwendeten Arten oder wesentlich bessere biologische Aufenthaltsbedingungen den Grund für die längere Lebenderhaltung darstellen, muß hier unentschieden gelassen werden, weil eine Nachprüfung der Versuche von Gluschkiewitsch aus Mangel an gleichem Material nicht durchgeführt werden konnte. Aus den vom genannten Autor beigegebenen Skizzen geht nicht einwandsfrei der Nachweis hervor, daß überhaupt regenerierte Segmente vorgelegen haben. Verfasser dieser Zeilen weiß aus eigener Erfahrung, wie schwer es ist, bei solch kleinen Objekten eine Unterscheidung

zwischen Vorstülpung des Darmes und Regenerationsknospe zu treffen. Aus der einfachen Linienführung der Skizzen von Gluschkiewitsch geht aber hervor, daß diesem Autor höchstens Bilder, welche nach Lupenuntersuchnng geliefert worden waren, zur Verfügung standen. Parallelversuche an erwachsenen Tieren erwähnt Gluschkiewitsch nicht. Ebenso ermangeln seine positiven Regenerationsergebnisse einer histologischen Nachprüfung durch das Mikroskop.

Auf die Versuche von Hirschler (1908) mittels des Ligaturverfahrens kann hier des näheren nicht eingegangen werden, weil sie bereits bei den früher besprochenen Formen Erwähnung gefunden haben und sich keine, speziell nur auf Clepsinen sich beziehende Reparationsprozesse zeigten. Auch hier vermißt man neben genauer Speziesbezeichnung eine histologische Bearbeitung der an der Wundfläche vorhandenen Reparationsstadien.

Dies sind die kurzen in der Literatur sich vorfindenden Angaben über die Reparationsuntersuchungen an Rhynchobdelliden.

Eigene Versuche.

Der Zweck der im folgenden erwähnten, eigenen Versuche ist erreicht, wenn sie vermögen, auch hier einen Beitrag zu leisten, um eine Lücke in der Kenntnis des Reparationsvermögens der Hirudineen auszufüllen. Ca. 200 Exemplare von den Spezies Glossosiphonia complanata (L. 1758), Gl. heteroclita (L. 1761) und Helobdella stagnalis (L. 1758) wurden operiert. Ihre Verteilung auf die einzelnen Amputationsarten soll später angeführt werden. Abgesehen davon, daß die drei zur Verwendung gelangten Spezies verschiedene Widerstandsfähigkeit gegenüber operativen Eingriffen zeigten (die geringste zeigt Glossosiphonia heteroclita, die größte Gl. complanata, während sich Helobdella an letztere Form anlehnt), weisen alle drei Arten ein auffallend gleiches Verhalten gegenüber Amputationen auf. In höchstem Maße ist für diese Erscheinung das Vorhandensein eines chitinösen, in gewissen Kontraktionszuständen fast knorpelharten Cuticulamantels verantwortlich zu machen. Es kommt hier noch mehr als bei den Gnathobdelliden die Tatsache zum Ausdruck, daß bei den Hirudineen das stark verminderte Regenerationsvermögen zu einem großen Teil histomechanisch begründet ist. Die starre Beschaffenheit der äußeren Lagen des Hautmuskelschlauches bei den Rhynchobdelliden, der enge Verschluß der Wundfläche nach dem Operationsschnitt, die

damit verbundene geringe Möglichkeit einer Infektion, dies sind Momente, die nicht nur das Fehlen der bei den Arhynchobdelliden so typisch auftretenden Darmausstülpung, sondern auch den vollständigen Mangel des Ersatzes von amputierten Ringeln zu beleuchten vermögen.

Der Beobachtung der ersten Veränderungen an der Wundfläche trat als erschwerender Umstand die stets nach dem Amputationsschnitt mit großer Zähigkeit erfolgende Einrollung des Körpers entgegen. Das Tier verharrt in dieser Stellung gewöhnlich mehrere Stunden. Eine Aufrollung in die normal gestreckte Lage fand am schnellsten dann statt, wenn der Körper nicht gleich nach der Operation wieder ins Wasser zurückgebracht, sondern auf einem Filtrierpapier angetrocknet wurde. Für die Betrachtung durch die Lupe ergibt sich aber auf diese Weise ein ganz unnatürliches Aussehen der Wundoberfläche, indem die angetrockneten Organe an der Schnittfläche als unförmliche Krümelchen jeder Identifikation sich entziehen. So wurden in der Folge die operierten Tiere nach dem Schnitt wieder ins Wasser zurückgebracht und es mußte der Moment der selbständigen Aufrollung daselbst abgewartet werden. Da das Aussehen der sehr plattgedrückt erscheinenden Wundfläche über längere Zeit dasselbe bleibt infolge der knorpeligen Beschaffenheit der sich einwärts biegenden Hautmuskelränder, so läuft man auf diese Weise keine Gefahr, die ersten Veränderungen an der Wundfläche zu übersehen. Die Tiere selbst wurden in kleinen Glasbecherchen mit wenig hoher Wassersäule (1—2 cm) zwischen sandigem Untergrund und flachen Stückchen von Verruccanoschiefer aufbewahrt. Hatten die Tiere die ersten Tage nach der Operation lebend überdauert, so war große Wahrscheinlichkeit vorhanden, daß sie während größerer Zeiträume gehalten werden konnten. Ein kontinuierliches Absterben wie bei den Herpobdelliden fand nicht statt.

Die Wundfläche eines Tieres, welches sich bereits entrollt der unteren Fläche eines Steines angeschmiegt hat, wird von einer durchsichtigen, dünnschleimigen Masse anfänglich überdeckt. Schon nach den ersten 10 Tagen verschwindet dieser feine Überzug wieder, so daß die durch den Schnitt verletzten Organe frei nach außen zu liegen kommen, jedoch in beschränkterem Maße als bei dem plastischeren Körper der Gnathobdelliden. Beiderseits der nicht vorgestülpten Darmröhre zeigen sich Teile der Darmaussackungen, eventuell des Nieren-Geschlechtsapparates, je nach der

Lage des Operationsschnittes. So stark anfänglich der fast starre Hautmuskelschlauch die Wundfläche einzuengen vermag, so daß jene nur eine quere Horizontalspalte darstellt, so findet doch sehr selten ein vollständiges Aufeinandertreffen der Wundränder statt. Es muß besonders hervorgehoben werden, daß diese verengerte Wundfläche nach mehr als 3 Monaten dasselbe Aussehen darbieten kann, wie in den ersten Tagen. Ein Wundverschluß und die Bildung einer neuen Epidermis fand selbst nach 144 Tagen bei einem Exemplar von Glossosiphonia complanata nicht statt. Die hintere Öffnung des Darmkanales wird in keiner Weise von einem Epidermisreparat überdeckt. Bei Stadien von 40 Tagen wurde durch die Abgabe von langen Exkrementmassen das Vorhandensein eines funktionierenden Afters aufs deutlichste demonstriert. Diese Beobachtungen, zusammen mit den entsprechenden an Haemopis resp. Herpobdella, setzen sich damit im Gegensatz zu den Angaben von Meyer, S. 13: „Völlige Übereinstimmung besteht zwischen halbierten Clepsinen und Gnathobdelleen hinsichtlich der Nichtanlage eines Afters . . . .“

An der vorderen Wundfläche fand jeweils eine schwache Retraktion des Darmrohres statt, so daß Gewebsgerinnsel in der entstehenden Grube sich ansammeln und die vordere Darmöffnung temporär verdecken konnten. Eine Bildung von Regenerationsgewebe fand nicht statt, schon mit einem feinen Pinsel konnten die angesammelten Zellelemente entfernt und die sekundäre Mundöffnung sichtbar gemacht werden. Da keine Nahrungsaufnahme erfolgte, aber doch eine Abgabe von Exkrementen stattfand durch einen funktionierenden After, so kann es sich auch hier nur um Resorption von inneren Gewebsteilen handeln.

Bezeichnend ist, daß bei jungen Tieren gleich nach der Operation noch eine Vorstülpung des Darmes, verbunden mit einer gleichzeitigen Einwärtskrümmung des Hautmuskelschlauches stattfand, eine Reaktion, wie sie bei den nicht mit einem so stark chitinisierten Hautpanzer umgebenen Arhynchobdelliden als Regel vorzukommen pflegt. In keinem Fall blieben die operierten jungen Tiere länger als 5 Tage nach der Operation am Leben, meistens gingen sie nach kurzer Zeit schon zugrunde. Versuche, die verletzten Tiere wieder auf Planorbisexemplare zu setzen, an welchen sie sich im intakten Zustand oft in großer Menge vorfanden, zeigten keinen Erfolg.

Angesichts dieser Resultate, welche für ein ganz minimal

entwickeltes Reparationsvermögen der Rüsselegel sprechen, drängt sich die Frage auf, wie können sich diese Tiere im Freien gegen ihre Feinde respektive Verletzungen wehren. Während die Gnathobdelliden durch ihre Rückkehr zur räuberischen Lebensweise die Fähigkeit der schnellen Fortbewegung besitzen und in dorsoventraler Richtung schlängelnd davon schwimmen können, kommt diese Möglichkeit den Rhynchobdelliden keineswegs zu. Vielmehr ist es bei ihnen die Konsistenz des Körpers selbst, welche die mit der temporär parasitären Lebensweise verbundene Unfähigkeit, durch schnelle Bewegungen zu entfliehen, kompensiert. Dadurch, daß diese Tiere ihren ohnehin fast lederharten Körper flach an die Unterseite der Steine anzupressen vermögen, bieten sie nicht nur kleineren Räubern speziell aus dem Stamm der Arthropoden, sondern sogar der Hand des Menschen keinen Angriffspunkt, um von der Unterlage losgebracht oder sonstwie leicht verletzt zu werden. Wenn demnach die geringere Verletzbarkeit eines Tieres mitbestimmend sein soll für die selektive Ausbildung des Regenerationsvermögens, so darf die Körperkonsistenz der Rhynchobdelliden ohne Zweifel mitverantwortlich gemacht werden für die noch geringere Ausbildung des schon bei den Gnathobdelliden schwach entwickelten Reparationsvermögens, trotz des näheren verwandtschaftlichen Anschlusses der Rhynchobdelliden an den Annelidenstamm.

Infolge der großen Gleichartigkeit der Prozesse, mit welchen die Vertreter der drei berücksichtigten Rhynchobdellidenspecies auf Amputationen reagierten und der zum Teil sehr kurzen Lebensdauer der operierten Tiere kann die folgende Darstellung der Operationsweisen eine starke Detaillierung ohne Nachteil übergehen.

1. Glossosiphonia complanata L. 1758.

Amputationsgröße	Junge Tiere	Erwachsene Tiere	Höchste Lebensdauer in Tagen	
Transversalschnitt vorn ca. 5—15 Ringel	17	8	144 (1) 93 (1)	75 (1) 46 (1)
Transversalschnitt hinten ca. 5—20 Ringel	4	7	93 (1) 50 (1)	75 (1) 46 (1)
Schrägschnitt ca. $^{5}/_{20}$ oder $^{20}/_{5}$ Ringel	2	5	75 (1)	46 (1)
	23	20		

2. Glossosiphonia heteroclita L. 1761.

Serie	Anzahl der Exemplare	Amputationsgröße	Höchste Lebensdauer in Tagen
I.	5 Erwachsene	$^1/_2$ Saugnapf	Weniger als 1
II.	5 „	$^1/_1$ „	4
III.	5 „	Hinteres Körperviertel	3
IV.	5 „	Körperhälfte	1
V.	5 „	Ca. 10 vordere Ringel	3
VI.	6 „	Vorderes Körperviertel	1
VII.	5 „	Hinteres „	1
VIII.	2 „	Laterale Hautmuskelpartie	Weniger als 1
IX.	3 „	$^1/_1$ Saugnapf	4
X.	3 „	Ca. 5 vord. R. + $^1/_2$ Saugn.	4
XI.	3 „	Ca. 10 „ „ + $^1/_1$ Saugn.	9
XII.	10 „	Ca. 10 vordere Ringel	Weniger als 6
Summa	57 Erwachsene		

3. Helobdella stagnalis L. 1758.

Serie	Anzahl der Exemplare	Amputationsgröße	Es lebten
I.	10 Erwachsene	Vorn ca. 7 Ringel	Nach 23 Tagen noch 5 Tiere
II.	1 „	Hinten 12 Ringel	Vergiftet
III.	10 „	Vorn schräg ca. $^5/_{15}$ Ringel	Nach 23 Tagen noch 5 Tiere
IV.	10 „	Hinten ca. 15 Ringel	„ 36 „ „ 5 „
V.	10 „	Hinten schräg ca. $^{15}/_{30}$ R.	„ 36 „ „ 5 „
VI.	5 „	Augentragende Ringel	„ 38 „ „ 2 „
VII.	5 „	Augentr. R. + $^1/_2$ Saugn.	„ 38 „ „ 1 „
VIII.	5 „	„ „ + $^1/_1$ „	„ 51 „ „ 1 „
IX.	5 „	Ca. hinteres Viertel	„ 51 „ „ 1 „
X.	5 „	$^1/_1$ Saugnapf	„ 51 „ „ 3 „
XI.	5 „	Halbierung	„ 37 „ „ 1 hintere Hälfte
XII.	20 junge Tiere	Verschiedene Operationen	Nach 5 Tagen noch 1 Hälfte
Summa	91		

III. Ergebnisse der mikroskopischen Untersuchungen an Reparationsstadien von Haemopis und Herpobdella.

Technisches.

Um bei der Abtötung der operierten Tiere und der Fixierung der Reparate das betreffende Exemplar oder einen Teil desselben in möglichst ausgestrecktem Zustande zu erhalten, wurde je nach

der Größe des Tieres verschieden vorgegangen. Bei den großen Stücken von Haemopis erwies es sich als zweckmäßig, die Wundheilungsfläche zusammen mit 10—20 benachbarten Ringeln zuvor im lebendigen Zustand abzutrennen; dadurch wurden besondere Streckungsmittel überflüssig und die Fixierungsflüssigkeit selbst hatte besseren Zutritt zum Gewebe. Bei kleineren Formen (ausgewachsene Herpobdelliden und Glossosiphonia complanata) war eine momentane Abtötung durch Übergießen mit heißer, gesättigter Sublimatlösung notwendig. Diese Methode konnte jedoch bei feineren Objekten nicht ohne Schaden angewendet werden, indem speziell neugebildete Epidermisdecken durch die hohe Temperatur litten. Viel schonender war es, eine leichte Alkoholnarkose vorangehen zu lassen, worauf das Sublimat in kaltem Zustand zur Anwendung kommen konnte. Dabei wurde auch vermieden, daß Darmvorstülpungen im Momente der Abtötung zurückgezogen wurden.

Ganz kleine Exemplare (Herpobdella-Embryonen, Helobdella, Glossosiphonia heteroclita) konnten ohne vorherige Betäubung durch Bestreichen mittels eines mit der Fixierungsflüssigkeit getränkten Pinsels in gestrecktem Zustand erhalten werden.

Das Sublimat als Fixierungsmittel wurde hauptsächlich in kalt gesättigter, wässeriger, dann auch in alkoholischer Lösung, mit großem Vorteil besonders dann angewendet, wenn eine nachherige Hämalaunfärbung folgte. Zur Fixierung von Embryonen diente Sublimatsalpetersäure nach SUKATSCHOFF (1903, ... S. 322). Von anderen Fixierflüssigkeiten kamen, jedoch weniger häufig, zur Anwendung das Gemisch von ZENKER, die Perényische Flüssigkeit und das Sublimat-Osmiumsäuregemisch von APÁTHY. Die Kenntnis des letztgenannten Fixativums verdanke ich der freundlichen Mitteilung von Herrn Dr. M. KÜPFER. Da inzwischen seine Arbeit über die Sehorgane am Mantelrand der Pektenarten (Fischer, Jena 1916) erschienen ist, so sei es mir hier gestattet, auf die diesbezüglichen Angaben S. 93 ff. zu verweisen. Besonders gute Resultate hat mir diese Flüssigkeit bei nachfolgender Elektivfärbung mit EHRLICH-VAN GIESON geliefert.

Da der größte Teil der Objekte nach dem Durchlaufen der Alkohole nicht gleich weiter verarbeitet werden konnte, so wurden die Rhynchobdelliden-Exemplare in Chloroformparaffin, ein Teil der Herpobdelliden in Paraffin, ein anderer sowie die Haemopisstücke in Zedernöl eingeschlossen. Dieses letztere Medium erwies sich äußerst vorteilhaft zur Enthärtung des Gewebes der großen Wurmstücke. Der Prozeß des späteren Paraffineinschlusses konnte

hierbei allerdings nicht angeschlossen werden, da vorerst eine Zurückführung in 95%igen Alkohol und eine gründliche Auswaschung daselbst als unumgänglich notwendig sich herausstellte; Nichtbeachtung dieses Punktes hatte stets nicht nur unbrauchbare Schnittserien beim Mikrotomieren, sondern auch eine mangelhafte Durchfärbung zur Folge.

Die Objekte wurden in Schnittserien von 4—12 μ Dicke zerlegt. Als Schnittfärbungsmittel kam neben Hämalaun-Eosin das Gemisch von Blochmann (vgl. Loeser [1909 ... S. 3]) zur Anwendung. Da eine Kernfärbung am Stück nicht vorausgegangen war (bei diesem Gemisch kommt nur eine solche mit Boraxkarmin in Betracht), so hatte eine Schnittfärbung mit Boraxkarmin auch bei tagelanger Einwirkung keinen Erfolg. Nachdem schließlich der Versuch mit Parakarmin gemacht wurde, unter Zusatz von 1—2 Tropfen Eisessig und ferner dem Auswaschalkohol ebenfalls Essigsäure (2%) beigesetzt worden war, wurde eine zarte Kernfärbung erreicht. Diese letztere kam jedoch durch die Anwendung der Blochmannschen Dreifachfärbung wieder zum Verschwinden, während die Unterschiede zwischen Muskeln (grün) und Bindegewebe (blau) mit aller Deutlichkeit hervortraten.

Zur Unterscheidung des Körperepithels und der Muskulatur stellte sich sodann folgende Zusammensetzung als sehr brauchbar heraus, wobei auch die Kernfärbung deutlich zum Ausdruck kam: 5—10 Minuten lange Einwirkung von Ehrlichs Hämatoxylin auf die gewässerten Schnitte, Abspülen in Aqua dest., während 1—2 Sekunden Differenzierung im salzsauren Alkohol und Kontrolle unter dem Mikroskop; sodann längeres Spülen in alkalisch reagierendem Brunnenwasser, Einwirkung einer Farblösung nach Van Gieson (modifiziert nach Hansen) während 2—6 Sekunden (Kontrolle!) und nach Entwässerung möglichst rascher Einschluß in Kanadabalsam. Der Vorzug dieser Färbung lag nicht nur in der scharfen Unterscheidung von Bindegewebe (rot) und Muskeln, Epithelien (gelb), sondern auch in der großen Durchsichtigkeit der Bilder und dem scharfen Hervortreten der dunklen (blauvioletten) Kerne.

Verhalten der Darm- und Körperränder an der Wundfläche.

Wohl vermag oft die bloß auf dem äußeren Anblick beruhende Verfolgung der makroskopischen Regenerationsprozesse in scheinbar einfacherer und rascherer Weise über die Bildung

eines definitiven Wundverschlusses, eines funktionierenden Afters. einer Darmvorstülpung respektiv deren Retraktion, eines für die Lokomotion wichtigen Reparates u. a. Aufschluß zu geben; eine tiefere Einsicht in die Genese der Gewebe und deren Lagebeziehung wird doch erst durch die mikroskopische Analysis erreicht.

Es sollen im folgenden noch ein paar eigene Beobachtungen über die reparative Histogenese der Epidermis bei den zwei untersuchten Vertretern der Gnathobdelliden, bei Haemopis und Herpobdella, mitgeteilt und in Beziehung gesetzt werden zu den ganz spärlich vorhandenen Literaturangaben. Diese letzteren, welche sich auf den mikroskopischen Teil der Reparationsprozesse beziehen, erwecken den Anschein, als hätten die negativen Regenerationsresultate der nur auf die äußeren Vorgänge Rücksicht nehmenden Versuche verhindert, diese Reparationsstadien noch weiter in mikroskopische Schnitte zu zerlegen. Aus den Angaben von bloß drei Autoren geht mit Sicherheit hervor, daß die operierten Tiere später noch einer histologischen Untersuchung unterworfen wurden.

Meyer (1904) stellte nach Entfernung von halbmondförmigen Stücken aus dem seitlichen Körperrand von Nephelis, Hirudo medicinalis nach 47 Stunden schon ein kontinuierliches Epithelreparat fest. Da hierbei nirgends Zellteilungen beobachtet wurden, während andererseits neuen kleineren Epithelzellen eine große Beweglichkeit zugeschrieben werden mußte, so läßt Meyer die Annahme zu, daß diese letzteren ihre Herkunft von der alten Epidermis nehmen und durch Wanderung an den Ort, wo sie nötig sind, hingelangen. Nach Transversalamputationen zeigte sich ein Unterschied in der Reparationsweise von Hirudo und Nephelis, indem bei ersterer Form ein Zusammentreffen der Hautmuskelränder über die Wundfläche stattfand, so daß die Körperepithelränder in einer Naht sich schlossen, während bei Nephelis zwischen den Epidermisrändern ein mehr oder minder großer Zwischenraum übrig blieb, welchen erst nach Monaten eine neugebildete Epitheldecke ausfüllte. Merkwürdigerweise konnte Meyer die Anlage eines Afters nicht wahrnehmen, es lagen ihm stets Stadien von blindgeschlossenen Darmkanälen vor, Reparate, die für die Weiterführung der Lebensprozesse als unzureichend zu bezeichnen sind.

In diesem Punkt setzt sich der genannte Autor in Gegensatz zu den Resultaten von Hirschler (1908), der an Hirudo-Exemplaren nach Amputation des hinteren Körperendes zwar an-

fänglich ebenfalls die Bildung eines definitiven Verschlusses durch eine die Wunde kontinuierlich überziehende Epitheldecke beobachtete, welche aber 2 Monate nach der Operation eine Einstülpung, und nach 4 Monaten eine funktionierende Afteröffnung aufwies. HIRSCHLER zieht den Schluß, daß es sich um eine wahre Proctodaeumbildung handle, entstanden durch Einwachsen der regenerierten Epidermisdecke gegen das Darmlumen, obwohl naturgemäß am selben Tiere nicht der Beweis geleistet werden kann, daß im letzteren Fall nicht eine schon anfänglich persistierende Darmöffnung vorlag.

Noch kürzer sind die Angaben von BLEDOWSKY (1912) über die histogenetischen Verhältnisse der Epidermisreparate: „Die Regeneration von Herpobdella äußert sich vor allem in der kompleten Vernarbung der Wunde, welche unter dem Schutze des Schleimes sehr rasch von einer neuen Epidermis überwachsen wird. Diese Epidermis entsteht zweifellos aus dem Epithel der die Wunde umgebenden Haut.“

Eigene Beobachtungen.

Die nach Transversalamputationen fast typisch auftretende Darmausstülpung kommt im mikroskopischen Bild am deutlichsten zum Ausdruck bei Stadien, die zeitlich der Operation noch nahe liegen. Nicht nur ist hier die Entfernung der Hautmuskelränder von den konzentrisch gelagerten Darmschnitträndern noch am größten, sondern es besteht auch noch die stärkste histologische Verschiedenheit zwischen diesen beiden Epithelien, Unterschiede, welche im Laufe der Wundheilung infolge gleicher Funktion gegenüber gleichen Umweltsbedingungen allmählich schwinden.

Während bei Stadien von 30—40 Tagen nach der Operation die schlanken Darmepithelzellen in ihrer bedeutenderen Höhe sich noch deutlich unterscheiden von den mehr kubischen, mit einer starken Cuticula versehenen Körperepithelzellen, ist bei Tieren von 60—70 Tagen nach der Operation eine Verbreiterung der einzelnen Darmepithelzellen der Ausstülpung eingetreten und gleichzeitig eine Verringerung ihrer früheren Längenausdehnung senkrecht zur Oberfläche. Überdies geht das palisadenartige Aussehen des Darmepithels, welches durch die lückenlose Aneinanderreihung der schlanken Zellen zustande kommt, bei den Elementen der Ausstülpung verloren. Die einzelnen Zellen rücken in einen gewissen Abstand voneinander und es kommt jenes losere Gefüge zustande, das das Körperepithel der Hirudineen kenn-

zeichnet, indem nur die distalen Zellenden direkt unter der Cuticula miteinander in seitlicher Verbindung bleiben, während der übrige Teil der Zelle scheinbar isoliert gegen das Körperinnere frei endigt.

Diese morphologischen Veränderungen sind zum Teil in der stärkeren mechanischen Beanspruchung auf Druck von außen begründet — handelt es sich doch um früher im Körperinneren gelagerte Darmepithelzellen, welche nun Epidermiszellen gleich einen Teil der Körperoberfläche bilden, und zwar an einer bei Bewegung des Tieres stark exponierten Körperstelle —, zum Teil aber auch in der größeren Oberfläche, welche jetzt dieser Teil des Darmepithels durch seine Ausstülpung nach außen einnimmt. Bei stärkerer Vergrößerung ist am distalen Ende dieser epidermal gewordenen Zellen der Darmausstülpung eine Verdickung des Cuticulasaumes wahrzunehmen, wie sie sonst nur echten Körperepithelzellen zukommt, eine Veränderung, welche ohne Zweifel wiederum als Reaktion auf die stärkere Exposition äußeren mechanischen Einflüssen gegenüber eingetreten ist (vgl. Taf. 16, Fig. 28,29).

Gegenüber diesen letzteren lebenskräftigen Darmepithelzellen zeigen sich die im Inneren des Darmraumes verbliebenen Schwesterzellen sehr oft in stark histolytisch verändertem Zustand. Eigentümliche Auflösungsprozesse lockern nicht nur den Zusammenhang der schlank gebliebenen Zellen mit der Darmmuskularis, sondern auch die Plasmagrenzen werden äußerst undeutlich, die Zellkerne langgestreckt, fast fadenförmig, wobei ganze Zellgruppen das Aussehen von Wimperflammenbüscheln annehmen und die Längsachse der Zellen, welche früher senkrecht zum Darmkanal verlief, erscheint gedreht (vgl. Taf. 15, 16, Fig. 17, 21, 27).

Als typisches Vorkommnis tritt im peripheren Teil der Darmausstülpung, sofern diese nicht im Bereiche des Pharynx liegt, eine „leere“ Zone auf mit einer so großen Konstanz, daß sie geradezu als Kriterium für eine Darmausstülpung dann gelten kann, wenn deren Identität zugunsten einer Einstülpung der Körperepithelränder in Zweifel gezogen werden könnte. Während in einem Gewebeverband die einzelnen Zellen, wenn nicht lückenlos, so doch in einer bestimmten Folge sich aneinanderreihen, tritt hier (vgl. Taf. 14, 15, Fig. 10, 12, 23) ein subepitheliales Feld auf, das keine zellige Struktur aufweist, sondern zum größten Teil von einer homogenen Grundsubstanz eingenommen wird. Kennzeichnend sind die vorwiegend faserigen Zellbruchstücke, ferner die vakuolenartigen Hohlräume, welche diese Grundsub-

stanz regellos durchsetzen. Die Elektivfärbung ergab, daß die bindegewebigen Elemente stark zurücktreten gegenüber den Muskelfaserteilen, welche als Überreste von aufgelösten Muskelzellen besonders auf älteren Reparationsstadien noch die alleinigen geformten Bestandteile in dieser Zone darstellen. Bei Stadien, welche dem Operationszeitpunkt noch nahe liegen, finden sich in diesem „leeren" Feld noch eigentliche Zellkörper, mit hellem, blasigem Kern und stark tingiertem Nucleolus (vgl. Taf. 14, Fig. 20); ihre spindelförmige Gestalt weist darauf hin, daß ein Teil der Zellen, welche vormals diese Ausstülpungsfalte erfüllten, nicht der Degeneration anheimfällt, sondern da solche Elemente auf älteren Stadien nicht mehr sich vorfinden, durch Wanderung diese Zone verläßt.

Durch den Amputationsschnitt wird eine Menge von Muskelzellen des Hautmuskelschlauches verletzt; es findet an deren Schnittfläche zunächst ein Quellungsvorgang statt, der dazu führt, daß ein plasmatisches Feld, gleich einem Syncytium entweder vor dem blindgeschlossenen Darmkanal (bei retrahiertem Darm) oder unter den Verschlußstellen von Hautmuskelschlauch und Darmrändern oder zwischen denselben (bei herausgestülptem Darm) für die durch den Schnitt freigewordenen Muskelkerne eine homogene Grundsubstanz bildet, die mit van Gieson gefärbt, sich scharf von dem rötlich tingierten Bindegewebe abhebt. Selbst unter Wundflächen, welche bereits von einer neuen Epidermis überdacht worden sind, läßt sich dieses gelbliche Quellungsfeld, in welches die angeschnittenen Muskelzellen zusammenlaufen, noch deutlich verfolgen. Das weitere Schicksal der durch den Schnitt freigewordenen Muskelkerne anzugeben, kann hier nicht unternommen werden. Wenn sie auch keinem Degenerationsprozeß anheimfallen sollten, so würden sie doch eine sehr starke morphologische Veränderung erfahren, da man schon sehr bald nach der Operation nicht mehr die sonst typischen Muskelkerne in der plasmatischen Quellungszone zu unterscheiden vermag.

Kurze Zeit nach dem Operationsschnitt schieben sich kleine Zellen in diese gelblich gefärbte homogene Grundsubstanz hinein, in solcher Menge, daß diese letztere zum Teil ganz verdrängt wird. Diese zwischen den Muskeln sich hervorzwängenden Zellen stammen aus dem Bindegewebe. Nicht nur kann man ohne Unterbruch diese Zellströme von der Quellungszone zurück verfolgen bis zu dem rötlich gefärbten Parenchym, sondern auch morphologisch lassen sich kontinuierliche Übergänge beobachten zwischen

den rundlichen, oft noch verzweigten Bindegewebszellen bis zu den langgestreckten, nur noch mit einem dünnen Plasmarest umgebenen Wanderzellen. Dieses Aussehen verlieren dieselben jedoch wieder, sobald sie an ihrem Bestimmungsort stationär geworden sind. Sie bilden zunächst mit den Überresten der angeschnittenen Muskelzellen und deren Kernen eine dichte, jeglicher Struktur entbehrende Agglomeration von ganzen Zellen, isolierten Kernen und losgelösten Fasern, welche nicht Unähnlichkeit besitzt mit dem bei Oligochäten so häufig beobachteten aber mit verschiedenen Namen belegten Regenerationsnarbengewebe. Speziell in der Funktion stimmen diese beiden „histologischen“ Gebilde bis zu einem gewissen Grade miteinander überein, indem diese „Kernfasermasse“ auch bei den zwei untersuchten Hirudineenspezies die Rolle einer Wundfüllmasse übernimmt zu einer Zeit, wo die nur langsam erfolgende Epidermisregeneration noch keine kontinuierliche Decke über den Wundschlitz geschaffen hat. Die Ausbildung dieses Narbengewebes erreicht im allgemeinen bei Herpobdella eine stärkere Entwicklung als bei Haemopis, sie steht aber in erster Linie in Abhängigkeit von der Größe der zwischen Darm- und Körperepithelrändern klaffenden Wunde.

Bei retrahiertem Darm sind es die Hautmuskelschnittränder, welche durch diese Kernfasermasse verbunden werden. Taf. 15, Fig. 24 stellt ein Stadium dar, wo es zu einer Verflechtung dieses Narbengewebes mit den Fasern des benachbarten Hautmuskelschlauches gekommen ist, während an der Oberfläche bereits eine neugebildete Epidermis den Abschluß nach außen herstellt. Es kommt dieser Kernfasermasse nicht nur eine temporäre Bedeutung zu als physiologischer Ersatz für die noch fehlende Oberhaut, sondern sie stellt als Füllmaterial eine, wie die Schnitte zeigen, zum mindesten längere Zeit hindurch persistierende Größe dar. Eine Ausstoßung oder Resorption dieser Elemente durch Phagocytose, wie dies öfters im Narbengewebe von Oligochäten beobachtet worden ist, zeigte sich nicht.

Da in der weitaus überwiegenden Mehrzahl von Fällen nach der Operation jedoch keine Retraktion des Darmes, sondern im Gegenteil eine Hervorstülpung oder wenigstens ein Persistieren der Darmschnittränder an der Wundfläche stattfindet, so bildet sich vor den angeschnittenen Schichten des Hautmuskelschlauches und der Darmmuskularis eine gemeinsame Quellungszone, in welche die parenchymatischen Zellen, jedoch in schwächerem Maße, ein-

wandern und in ihrer Gesamtheit als Wundpfropf die von zwei konzentrischen Kreisen begrenzte, ringförmige Wunde gegen außen schließen (vgl. Taf. 14, Fig. 12). Wo es zu einer direkten Vereinigung der alten Körper- und Darmepithelränder kommt, bleibt die Ausbildung einer eigentlichen Kernfasermasse ganz zurück; die angeschnittenen Muskelzellen zeigen wohl an ihren verletzten Enden eine plasmatische Vereinigung (Quellungszone), aber eine Einwanderung von Bindegewebszellen tritt nicht ein.

Zwei Typen von Zellen hauptsächlich treten innerhalb der obenerwähnten Kernfasermasse neben der großen Menge von isolierten Faserstücken hervor, ohne daß es jedoch möglich wäre alle geformten Elemente nach diesen Unterscheidungsmerkmalen zu sondern. Sie unterscheiden sich nicht durch die Größe, sondern durch die Beschaffenheit des Kernes speziell voneinander: Die einen, weitaus zahlreicheren, besitzen einen schwach tingierten Kern mit kleinem Kernkörperchen. Der Plasmaleib ist entweder an beiden, oder wenigstens an einem Ende in eine Spitze ausgezogen. Die anderen, dem Vorkommen nach mehr vereinzelt, zeigen großen Nucleolus innerhalb eines durch seinen Chromatininhalt stark hervortretenden Kernes, während der Plasmamantel fast gar nicht oder höchstens als kurzer Fortsatz sichtbar ist. Die große, färberisch indifferente Fasermasse hauptsächlich verleiht dem ganzen Narbengewebe das Aussehen einer regellosen Zusammenhäufung. An einzelnen Stellen zeigen sich, allerdings höchst selten, rundliche Ansammlungen von Zellen des zweiten Typus (vgl. Zellkernnester Taf. 15, Fig. 24, 26). Ob es sich dabei um zufällige, lokale Verdichtungen oder eigentliche Vermehrungsherde handelt, bleibt, da nirgends Zellteilungen mit Sicherheit nachgewiesen werden können, unentschieden.

Epithelreparationsprozesse.

Als eigentlichen und zugleich alleinigen Regenerationsprozeß der in histologischer Beziehung an den Versuchstieren beobachtet werden konnte, ist die Neubildung einer Epidermisdecke zu bezeichnen. Daß eine solche als erstes und wichtigstes Reparationsprodukt für die Fernhaltung von infektiösen Keimen und damit für die Erhaltung des Lebens auftritt, beweist, daß den Hirudineen nicht jegliche Fähigkeit abgeht, erlittene Schäden, wenn nicht durch vollständigen Ersatz, so doch durch reparative Vorgänge für das Leben des Individuums unschädlich zu machen.

Der Zeitpunkt des Auftretens einer neuen Oberhaut hängt

nicht so sehr von der Größe der klaffenden Wunde und der benötigten Epidermisdecke ab, als von der Beschaffenheit der in der Nähe liegenden Gewebe. An die Seite von stark entwickelten Epidermisreparaten von 47 und 66 Tagen sind Stadien zu stellen, bei denen während 75 Tagen nach der Operation eine Überbrückung einer nur kleinen Wundstelle noch nicht stattgefunden hat.

Haben nach dem Transversalschnitt die herausgestülpten Darmränder sich dem eingeschlagenen Hautmuskelschlauch so stark nähern können, daß dadurch schon die Wundfläche beinahe zum Verschwinden gebracht wurde, so ist einerseits die Infektionsgefahr stark vermindert, andererseits bloß die Notwendigkeit da, durch Einfügung von wenigen neuen Zellen eine solide Verbindung der Schnittränder herzustellen. Daß jedoch in diesem letzteren Falle keine größere Promptheit in der Überbrückung der kleineren Wundstrecke wahrzunehmen ist, sondern im Gegenteil eine geringere Tendenz besteht, neues Epithel zu reparieren, findet wenigstens zum Teil seine Begründung darin, daß in diesem Falle die vorrückenden Epithelzellen bei dem Fehlen einer Kernfasermasse eine Gleitunterlage entbehren müssen.

Obschon nach einem Vergleich der morphologischen Beschaffenheit der Zellen der neugebildeten Epidermis mit derjenigen der Zellen in der Kernfasermasse eine direkte genetische Beziehung zwischen diesen zwei histologischen Gebilden als zu weit gesucht bezeichnet werden müßte, so dient doch offensichtlich das Narbengewebe den alten, auf der Wanderschaft begriffenen Epithelzellen als Gleitfläche, deren Fehlen ein nicht zu unterschätzendes Hindernis für den glatten Vollzug einer Epithelregeneration darstellt. Ebenso vermißt man eine sichere Einwanderung von Zellen aus der Kernfasermasse in die neue Oberhaut, um den Schluß ziehen zu müssen, daß das parenchymatische Narbengewebe zum Aufbau derselben durch Materiallieferung beitragen würde. Da überdies Zellteilungen auch in den alten Epithelien fehlen, so scheint es auf Grund der tatsächlichen Beobachtungen zum mindesten gerechtfertigt, die Herkunft der die neue Epidermis zusammensetzenden Zellen ins alte Epithel zu verlegen, von wo sie durch aktive Wanderung an den richtigen Ort hingelangen.

Zwei Punkte sprechen hauptsächlich für diese Annahme: erstens weist die Form der noch amöboid verzweigten, die neue Oberhaut zusammensetzenden Zellen, welche erst seit kurzer Zeit an ihrem Bestimmungsort liegen, aufs deutlichste auf eine vorangegangene Wanderung hin; sie sind zwar schon an ihrem Be-

stimmungsort angelangt, aber sie tragen noch nicht den ihrer Funktion entsprechenden Oberhautzellencharakter (vgl. Taf. 14 u. 16, Fig. 14, 15, 16, 26). Zweitens sind Stellen am Wundrand des Körperepithels und noch mehr des Darmepithels vorhanden, wo alte Epithelzellen sich aus dem Verbande loslösen und ohne in die Tiefe zu sinken, an der Oberfläche der Kernfasermasse sich zu bewegen anfangen, unter Drehung der früher senkrecht zur Oberfläche gestellten Zellenlängsachse. Dabei wird der Zytoplasmagehalt so stark reduziert, daß sehr oft nur noch Zellkerne zu wandern scheinen (Fig. 19). Sind dieselben an ihrem definitiven Orte angekommen und daselbst stationär geworden, so nimmt der Zytoplasmagehalt der einzelnen Zelle sehr bald zu, wobei die amöboid verzweigten Plasmafortsätze eingezogen werden und die Zellen selbst enger aneinander schließen. Dies hat zur Folge, daß auf diesem Stadium eine optisch wahrnehmbare Scheidung zwischen den einzelnen Zellkörpern vermißt wird, zumal eine die Zellgrenzen markierende Zwischenzellsubstanz (Kittsubstanz) noch fehlt. Die neue Epidermis stellt jetzt eine syncytiale Vereinigung dar, in die Zellkerne eingestreut sind. Als weiterer Schritt im Regenerationsprozeß der Epidermis erfolgt die Ausscheidung eines kutikularen Saumes, der bei den zu Wanderzellen gewordenen alten Oberhautzellen nicht wahrgenommen werden konnte. Der weitere morphologische Ausgleich zwischen alten und regenerierten Epithelzellen ging auch bei den ältesten beobachteten Reparationsstadien nie so weit, daß ein vollständig übereinstimmendes Aussehen erzielt wurde.

Bei der in Taf. 14, Fig. 15 dargestellten regenerierten Oberhaut treten hauptsächlich noch zwei unterscheidbare Altersstadien hervor. Das eine wird repräsentiert durch Zellen, welche erst in loser Verbindung miteinander die für Wanderzellen so bedeutsamen Plasmafortsätze noch besitzen, während das andere durch Elemente vertreten ist, die ein Syncytium darstellen, in dem die scheinbar eingestreuten Kerne entsprechend der an der Spitze des Wanderzuges am offensichtlichsten zutage tretenden Geschwindigkeitsunterschiede der einzelnen Zellen noch keine regelmäßigen Abstände unter sich besitzen.

Bemerkenswert ist die Tatsache, daß neben dem alten Körperepithel auch das Darmepithel am Wiederaufbau einer neuen Epidermisdecke sich beteiligt, und zwar zeichnen sich die Zellen des letztern durch eine bedeutend größere Beweglichkeit aus, es fällt ihnen deshalb der größere Anteil bei der Vertretung innerhalb

der regenerierten Oberhautzellen zu. Damit wird an dieser Stelle zusammen mit der früher erwähnten Erscheinung der epidermal werdenden Zellen der Darmausstülpung eine scharfe Grenze zwischen Körper- und Darmepithel gegenüber gleichen äußeren Funktionen verwischt, wenn nicht ganz unhaltbar.

Nicht um die Frage nach der Herkunft der Elemente eindeutig zu lösen, welche sich nach der sicheren Feststellung einer Epidermisregeneration zwar ohne weiteres aufdrängt, sondern um gewisse Zellvorgänge nicht unberücksichtigt zu lassen, welche sich beim Studium der Schnittserien zeigten, sei hier noch auf das vereinzelte Versinken von alten Epidermiszellen in der Nähe der Wundfläche hingewiesen. An Stellen, die in einer gewissen Entfernung der früheren, jetzt schon mit einer neuen Epidermis überdeckten Wundfläche liegen, kommt es zu einer Verschiebung von alten Epidermiszellen unter das Niveau der übrigen benachbarten. Da bei den Hirudineen die Abgrenzung der Oberhautzellen gegen die darunterliegenden Gewebe nicht wie bei den Oligochäten z. B. durch eine Basalmembran mit mehr oder weniger großer Deutlichkeit gegeben ist, so tritt der erwähnte Vorgang erst durch die Loslösung der Zellen von der Cuticula deutlich in Erscheinung. Zuvor jedoch kommt es zu einer Streckung des Zellkörpers senkrecht zur Oberfläche, wobei speziell das der Cuticula zugekehrte Ende in einen langen fadenförmigen Ausläufer ausgezogen wird, während der Kern mehr dem anderen Ende genähert ist. Auch dieses letztere kehrt einen etwas kürzeren Fortsatz gegen das Körperinnere zu, so daß die frühere Säulengestalt der Zelle in eine spindelförmige übergeht. Allem Anschein nach schließt sich eine von der Körperoberfläche abgewandte Zellwanderung an, wobei die kürzere, von der Cuticula enfernter gelegene Spitze bei der Bewegung als vorderes Ende funktioniert.

Diese aktivwandernden Epidermiszellen verlieren bei ihrer Entfernung von der Oberfläche durch Annahme einer kleineren, spindelförmigen bis amöboid spitzverzweigten Gestalt vollständig ihren Deckzellcharakter. Erst auf Stadien, bei denen es schon zur Bildung einer neuen Epidermis gekommen war, wurde diese Zellauswanderung beobachtet; sie wurde vermißt bei Vorhandensein einer stark entwickelten Regenerationskernfasermasse; sie fand sich dort, wo es durch Auswärtsstülpung des Darmrohres schon zu einer starken, wenn nicht vollständigen gegenseitigen Annäherung der Körper- und Darmwundränder gekommen war (vgl. Taf. 15, Fig. 19, 22). Auf Grund der geringen Häufigkeit,

mit der dieses Vorkommnis beobachtet werden konnte, muß es versagt bleiben, den Grad des genetischen Zusammenhanges dieser Zellen mit denjenigen der neuen Epidermis zu bestimmen.

In dem der Wundstelle benachbarten, alten Darmepithel wurden bei Haemopis ferner große, rundliche Zellen gefunden, die durch ihre Gestalt und Dimension sich scharf von den übrigen Epithelzellen unterscheiden. Obschon jene durch ihr Vorkommen in der Nähe der Wundstelle (sie wurden nicht weiter zurück als sechs Ringel gefunden) einen direkten Zusammenhang mit der Reparation von Epidermiszellen zu haben scheinen, spricht die feste Umhüllung durch eine Cyste, innerhalb welcher neben der Hauptzelle noch 2—3 kleinere Tochterzellen liegen können (Fig. 21), die Beschaffenheit des großen, stark tingierten Nucleolus im Inneren eines granulierten, verzweigten Kernes eher für encystierte Parasiten aus dem Stamm der Protozoen als für embryonal gewordene Darmepithelzellen im Zusammenhang mit der Epidermis regeneration.

Angesichts der verwandtschaftlichen Beziehungen der Hirudineen mit den dem Annelidentypus näherstehenden Chätopoden und der größeren Regenerationsfähigkeit dieser letzteren soll den spärlichen Literaturangaben, welche über die Epidermisregeneration der Hirudineen Aufschluß geben, noch ein Blick auf die viel reicheren, diesbezüglichen Kenntnisse bei Oligochäten, speziell Lumbriciden an die Seite gestellt werden.

Sehr allgemein wird von den Autoren, welche diese Verhältnisse bei terricolen Oligochäten untersucht haben, das Vorhandensein eines Narbengewebes in den Vordergrund der ersten Reparationsvorgänge gesetzt, als eines für den Abschluß der Wundfläche sehr wichtigen provisorischen Deckpfropfes. Die Zusammensetzung desselben besteht naturgemäß zunächst aus den durch den Amputationsschnitt verletzten Zellen. Sehr bald aber treten lymphatische Elemente am Wundende in so großer Zahl auf, daß sie rasch den wichtigsten Bestandteil des Wundpfropfes darstellen, während die durch die Operation verletzten Zellen allmählich zugrunde gehen, nach außen gestoßen werden oder der Resorption durch phagozytäre Elemente anheimfallen.

Zielinska (1909), welche diese Lymphozyten bereits eine halbe Stunde nach der Operation in den der Wunde zunächst gelegenen Segmenten in viel größerer Menge als beim intakten Tier angetroffen hat, schreibt ihnen die Abgabe eines verdauenden Sekretes zu, welches den Verband speziell innerhalb der unverletzten Längsmuskelfasern der betreffenden Region lockert.

Nach HESCHELER (1898), RAND (1905) bilden diese Lymphozyten den integrierenden Bestandteil des Narbengewebes, welches kurz nach der Operation den physiologischen Ersatz für die noch fehlende Epidermis darstellt.

NUSBAUM (1902) beschreibt an Enchytraeiden das Auftreten von großen, ovalen Lymphzellen, welche durch ihre starke Ansammlung aus der Leibesflüssigkeit eine provisorische Ausbuchtung der Wundfläche bedingen. Diese Zellelemente zeigten einen Quellungsvorgang, indem das körnerreiche Plasma aus den Zellmembranen heraustrat. Die Gesamtheit dieser plasmatischen Massen bildete ein „Granulationsgewebe“, welches sehr wahrscheinlich analog ist demjenigen, welches RIEVEL (1897) an Naiden und Lumbriciden feststellt und das dieser Autor ebenfalls von mesenchymatischen Zellen herleitet, welche einen ersten, fast „glashellen“ Wundverschluß bilden. MICHEL (1898) dagegen beobachtete keine Lymphozyten.

In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle gesellen sich noch andere Zellen von langgestreckter, spindelförmiger Gestalt hinzu. Sie liegen zunächst in der Verlängerung der Längsmuskeln und machen es wahrscheinlich, daß sie zwischen diesen letzteren hervorgekrochen sind; es ist jedoch bis jetzt nicht gelungen, ihre genaue Herkunft zu ermitteln.

HESCHELER (1898) spricht die Vermutung aus, daß diese Spindelzellen, obgleich sie sich von den Lymphozyten nur durch ihre Gestalt unterscheiden, doch wahrscheinlich keine gestreckten Lymphzellen sind, sondern Zellen anderer Natur, sie treten in der Fortsetzung der alten Muskulatur auf und „kommen vermutlich aus dem Gewebe der Leibeswand“.

Den Lymph- wie den spindelförmigen Zellen kommt in den meisten Fällen nur eine vorübergehende Bedeutung als Hauptkomponenten des Narbengewebes zu, indem sie sukzessive bei den späteren Zellwucherungen den Platz wieder räumen.

NUSBAUM (1902) konstatierte bei den untersuchten Arten der Enchyträidenfamilie, daß das anfänglich umfangreiche Narbengewebe unter eigenartigen Involutionserscheinungen der Degeneration anheimfällt, sobald es seine Funktion als vorläufiger Wundverschluß erfüllt hat.

Die ersten Wundheilungsprozesse bei Lumbriculus lassen nicht ein ausgesprochenes Narbengewebe erkennen, so wie es bei den terricolen Oligochäten ein allgemeines Vorkommnis ist (RANDOLPH [1892], HEPKE [1898]).

Wagner (1900, 1905) beobachtete bei dieser Spezies bloß, daß spärliche Bindegewebszellen, welche von der Leibeshöhle her eindringen, zusammen mit der Cölomflüssigkeit die Wundfläche abschließen, während Iwanow (1903) das Herausgleiten von spindelförmigen Gewebszellen zwischen den Längsmuskelfasern hervor beschreibt und ein Überkleiden der inneren unbedeckten Organe an der Wundfläche durch diese Zellen.

Unmittelbar nach dem Auftreten des provisorischen Wundverschlusses macht sich eine Lockerung der Epithelzellen, welche den Umkreis der Wunde bilden, im Verband mit dem Hautmuskelschlauch bemerkbar. Sie lösen sich von ihrer Basalmembran los, flachen sich ab, indem aus Säulenzellen vorübergehend Plattenzellen werden; sie verbreiten sich durch Schieben und Strecken konzentrisch über die vom Narbengewebe gebildete Gleitfläche und bilden so die erste Epidermisdecke entweder zusammenhängend über die ganze Wundfläche oder wenigstens über einen Teil derselben. Das letztere ist der Fall, wenn der Darm schon nach außen sich öffnet, so daß die neue Epidermis nur den ringförmigen Schlitz zwischen Körper- und Darmepithel zu überdecken hat, indem es die letzteren miteinander verbindet.

Sehr allgemein wird auf diesen ersten Stadien das Auftreten von Mitosen im alten Körperepithel vermißt, so daß der neue einschichtige Epidermisüberzug der Wunde lediglich durch die aktiv einwandernden Epidermiszellen zustande kommt.

Michel (1898) erwähnt die Möglichkeit, daß im neuen Epidermisüberzug Zellteilungen zu beobachten sind. Wagner (1900, 1905) erblickt einen charakteristischen Unterschied im Verhalten der Epidermis über der vorderen und hinteren Wundfläche, indem bei dieser letzteren deutliche Mitosen auftraten, welche Verdickungen der Epidermis an einzelnen Stellen über der Wunde bewirken. Er glaubt, daß in diesem Falle die alte Epidermis nicht ausreicht, durch aktive Zuwanderung ihrer Elemente bloß den notwendigen Abschluß herbeizuführen.

Durch die Abflachung, welche die alten Epithelzellen bei ihrer Vorwärtsbewegung gegen das Wundfeld erfahren haben, sind ihre Längsachsen in eine geneigte oder sogar parallele Stellung zur Oberfläche gekommen. In dem Maße aber, in welchem sich immer mehr Zellen über die Wunde schieben, und somit dichter aneinander zu liegen kommen, nehmen sie ihre normale Lagerung wieder ein und bilden ein neues Säulenepithel, das bald darauf an dem freien, distalen Ende eine neue Cuticularmembran absondert.

Während MEYER (1904) und BLEDOWSKY (1914) bei den Hirudineen die neuen Epidermiszellen ausschließlich von Elementen der alten Oberhaut herleiten, legen die früher erwähnten eigenen Beobachtungen zum mindesten nahe, daß, solange die Zusammensetzung der Kernfasermasse und ihr Zusammenhang mit der neuen Epidermis nicht endgültig bestimmt ist, es nicht möglich ist, nur das alte Körper- und Darmepithel ausschließlich als alleinigen Lieferanten für die neue Epidermis anzusprechen und jegliche Materiallieferung von einer anderen Seite auszuschließen.

Ein Vergleich der Reparationsverhältnisse bei den Hirudineen mit denjenigen der Oligochäten läßt erkennen, daß bei zeitlich früherem Einsetzen der Epidermisregeneration bei diesen letzteren den Hirudineen dafür speziell die Ausbildung eines mächtigen Narben(Kern-Faser)gewebes als eines physiologischen Ersatzes für die erst spät erscheinende neue Oberhaut zukommt. Dieser Narbenwundpfropf stellt dabei gewissermaßen eine solch schwerfällige Masse dar, daß selbst nach erfolgter Epidermisregeneration jene noch persistiert; wenigstens konnten nach einer über mehr als 200 Tage erstreckenden Beobachtungszeit keine Involutionserscheinungen wahrgenommen werden.

Es ist nicht ausgeschlossen, daß bei den Hirudineen die mächtige Einengung der sekundären Leibeshöhle durch die starke Entwicklung des Parenchyms eine Wirkung auf die Beweglichkeit im hemmenden Sinne ausübt.

Mit der vorliegenden Darlegung einer sicheren Epidermisregeneration hat sich gleichzeitig die Einsicht der Unzulänglichkeit einer solchen histologischen Untersuchung als bloßer kurzer Anhang zu einer makroskopischen Arbeit ergeben. Gerade um die äußerst interessanten und wichtigen genetischen Zusammenhänge der neugebildeten Epidermis mit den alten Geweben klarzulegen, welche die im mikroskopischen Bilde noch getrennten Stadien erst zu einem Ganzen verbinden, ist es notwendig, vorerst ein umfangreiches Schnittserienmaterial zu vereinigen. Von diesem Gesichtspunkte aus kann der Zweck der hier ausgeführten histologischen Voruntersuchungen nur darin liegen, neben der Feststellung von Epithelersatz Punkte anzugeben, an denen spätere Forschungen vorerst einzusetzen haben, um die für das Verständnis einer lückenlosen, reparativen Histogenese notwendigen Vorbedingungen zu erfüllen.

IV. Zusammenfassung.

1. Nach den an Haemopis sanguinea L., Herpobdella spec. div. de Blainv., Glossosiphonia complanata L., Glossosiphonia heteroclita L., und Helobdella stagnalis L. vorgenommenen Amputationen erfolgte in keinem Falle eine Regeneration von Ringeln. Entfernte Teilstücke des Saugnapfes, des Hautmuskelschlauches, welche der lateralen Körperregion entstammten, erfuhren ebenfalls keine Neubildung.
2. Reparativen Ersatz erfuhren bloß exzidierte Stücke von der Epidermis ohne die darunterliegenden Muskellagen; es sind dies die einzigen Regenerationsprodukte am Körper der untersuchten Arten.
3. Die obigen fünf Spezies resp. Genera zeigen nach erfolgter Amputation von Ringeln ein verschieden entwickeltes Reparationsvermögen, das diese Tiere in den Stand setzt, den dem Körper zugefügten Schaden durch Wundheilung zu kompensieren.
4. Reparation, die eine Weiterführung der Lebensprozesse gestattet, kommt auf zwei Arten zustande:
   a) Körper- und Darmepithel werden durch die Tätigkeit der Muskulatur an der Wundstelle einander soweit genähert, daß eine Verwachsung derselben stattfindet;
   b) Körper- und Darmepithel bleiben voneinander getrennt. Eine als provisorischer Wundpfropf funktionierende Füllmasse (Kernfasermasse) wird an ihrer Oberfläche von einer neuen Epitheldecke überdacht, welche die zwei konzentrischen, kreisförmigen Wundränder der angeschnittenen Epithelien miteinander verbindet.
5. Amputationen in der Nähe der Augenflecke können bei Herpobdella eine Wanderung eventuell einen Schwund und eine Neugruppierung des Augenpigmentes bewirken.
6. In den herausgestülpten Darmrohrpartien kommt es infolge neuer Umweltsbedingungen zu histologischen Veränderungen:
   a) die hohen Darmepithelzellen erfahren eine Abplattung und erhalten epidermalen Charakter (Verdickung des Cuticularsaumes).
   b) Im Inneren unter der Darmausstülpung bildet sich eine „leere“ Zone, in welcher bei Stadien, die der Operation nahe liegen, noch vereinzelte, spindelförmige Zellen sich finden, bei älteren Stadien, jegliches Vor-

kommen von Zellen fehlt; es sind nur noch Zellfasern anzutreffen.

7. Die durch den Amputationsschnitt verletzten Muskelzellen gehen an ihrem Wundende syncytiale Vereinigungen ein. Es bildet sich eine Quellungszone, in welcher die durch den Operationsschnitt freigewordenen Muskelkerne verteilt sind und in welche sodann Bindegewebszellen einwandern: sie bilden in ihrer Gesamtheit zusammen mit einer großen Menge von Faserstücken einen provisorischen Wundpfropf (Kernfasermasse, Narbengewebe).
8. An der Oberfläche der Kernfasermasse bewegen sich konzentrisch von den Wundschnitträndern des Körperepithels her, bei retrahiertem Darm, und von den Schnitträndern des Darmepithels zentrifugal, denjenigen des Körperepithels entgegen, bei herausgestülptem Darm, aktiv werdende alte Epithelzellen. Sie bilden allmählich eine kontinuierliche Oberhautdecke über der Wundöffnung, indem die amöboid verzweigten Plasmafortsätze eingezogen werden, die Zellen enger aneinander schließen und an ihrer Oberfläche einen kutikularen Saum ausbilden. Ein genetischer Zusammenhang zwischen Kernfasermasse und neugebildeter Oberhaut ist auf Grund des Beobachtungsmaterials nicht vollständig auszuschließen, konnte aber nicht eindeutig nachgewiesen werden.
9. In wenigen Fällen fand in der Nähe der Wundfläche ein Versinken von einzelnen, alten Epidermiszellen unter das Niveau der Oberfläche statt, wobei diese Zellen spindelförmige Gestalt annahmen.

V. Literaturverzeichnis.

Es macht nicht Anspruch auf Vollständigkeit. Betreffs ausführlicher Literaturangaben über Regeneration bei Anneliden im allgemeinen sei auf die diesbezüglichen Zusammenfassungen bei PRZIBRAM (1909) und BARFURTH (1914), bei Obligochäten im speziellen auf HESCHELER (1896 und 1898) und ZIELINSKA (1909) verwiesen.

1820. CARENA, H., Monographie du genre Hirudo. Mem. della R. Acad. delle Scienze di Torino, Tome XXV, p. 273—316.

1822. ROSSI, Osservazioni intorno a due porzioni di Sanguisuga. Mém. de l'Acad. imp. des sciences du Turin, Tome XXVII, p. 137 bis 142.

1827. MOQUIN-TANDON, A., Monographie de la famille des Hirudinées.

1828. DUGÈS, M. A., Recherches sur la circulation, la respiration et la reproduction des Annélides abranches. Ann. d. Scienc. nat., Tome XII, p. 316—337. Reproduction: verweist p. 319 auf die Versuche von M. MOQUIN.

1861. LEYDIG, F., Die Augen und neue Sinnesorgane der Egel. Arch. f. Anat. u. Physiol., S. 588.

1876/77. SEMPER, K., Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Tiere. Arb. Zool.-zoot. Instit. Würzburg, Bd. III, S. 115—389.

1878. HATSCHEK, B., Studien über die Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Arb. Zool.-zoot. Instit. Würzburg, Bd. I.

1884. BOURNE, A. G., Contribution to the Anatomy of the Hirudinea. Quat. Journ. Micr. Science, Vol. XXIV, p. 419—506.

1885. KÜKENTHAL, W., Über lymphoide Zellen der Anneliden. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XVIII, S. 319—363.

1888. v. APÁTHY, ST., Analyse der äußeren Körperform der Hirudineen. Mitteil. der Zool. Station Neapel, Bd. VIII, S. 153 bis 232.

1888. BUNGE, G., Über das Sauerstoffbedürfnis der Schlammbewohner. Zeitschr. physiol. Chemie, Bd. XII.

1888. KENNEL, J., Über Teilung und Knospung der Tiere. Festreden zur Jahresfeier der Kaiserl. Universität Dorpat.

1888. LANG, A., Über den Einfluß der festsitzenden Lebensweise auf die Tiere und über den Ursprung der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch Teilung und Knospung.

1890. MEYER, E., Die Abstammung der Anneliden. Der Ursprung der Metamerie und die Bedeutung des Mesoderms. Biol. Zentralbl., Bd. X, S. 296— 308.

1891. Barfurth, D., Versuche zur funktionellen Anpassung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXVII, S. 392—405.

1891. Ders., Zur Regeneration der Gewebe. Mikrosk. Anatomie, Bd. XXXVII, S. 406—491.

1892. Blanchard, R., Courtes notices sur les Hirudinées. Bull. de la soc. Zool. de France, Tome XVII: p. 165. III. Description de la Nephelis atomaria Carena: p. 178. V. Description de la Glossosiphonia sexoculata Bergmann.

1892. Loeb, L., Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Tiere. II. Organbildung und Wachstum. Würzburg.

1892. Randolph, H., The regeneration of the tail in Lumbriculus. Journ. of Morph., Vol. VII, p. 317—344.

1892. Weismann, A., Das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung. S. 124 . . . die idioplastischen Grundlagen der Regeneration.

1892. Whitman, C. O., The Metamerism of Clepsine. Festschrift Leuckarts, S. 385—395.

1893. Graf, A., Beiträge zur Kenntnis der Exkretionsorgane von Nephelis vulgaris. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XXVIII, S. 163—195.

1893. Wagner, Fr., Einige Bemerkungen über das Verhältnis von Ontogenie und Regeneration. Biol. Zentralbl., Bd. XIII, S. 287—296.

1894. Nussbaum, M., Die mit der Entwicklung fortschreitende Differenzierung der Zellen. Sitzungsber. d. Niederrhein. Gesellsch. f. Natur- und Heilkunde Bonn, S. 81—94.

1894. Oka, A., Beiträge zur Anatomie der Clepsinen. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. LVIII, S. 79—151.

1895. Graf, A., Über den Ursprung des Pigments und der Zeichnung bei den Hirudineen. Zool. Anz., Bd. XVIII, S. 6.

1896. Bergh, R. S., Über den Begriff der Heteromorphose. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. III, S. 660/61.

1896. Hescheler, K., Über Regenerationsvorgänge bei Lumbriciden. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XXX, S. 177—290.

1896. Loeb, J., Bemerkungen über Regeneration. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. II, S. 253 zur Theorie der Regenerationserscheinungen.

1897. Albrecht, E., Entwicklungsmechanik. Biolog. Zentralblatt, Bd. XVII, S. 769—785.

1897. Heider, K., Ist die Keimblättertheorie erschüttert? Zool. Zentralbl., Bd. IV, S. 725—730.

1897. Hesse, R., Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. III. Die Sehorgane der Hirudineen. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. LXII, S. 247—283.

1897. Kowalewski, Al., Etudes biologiques sur les Clepsines. St. Pétersbourg.

1897. Loeb, L., Über die Entstehung von Bindegewebe. Leukozyten und roten Blutkörperchen aus Epithel. Chicago, S. 56.

1897. Michel, A., Sur l'origine ectodermique du bourgeon de régénération caudale des Annélides. Compt. rend. soc. biol. Paris, Tome XLIX, Nr. 26, p. 730—733.

1897. Rievel, H., Die Regeneration des Vorder- und Enddarmes bei einigen Anneliden. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. LXII, S. 289—341.

1898. Hepke, P., Über histo- und organogenetische Vorgänge bei den Regenerationsprozessen der Naiden. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. LXIII, S. 263—290.

1898. Hescheler, K., Über Regenerationsvorgänge bei Lumbriciden. Histo- und organogenetische Untersuchungen. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XXXI, S. 521—604.

1898. Korschelt, E., Über Regenerations- und Transplantationsversuche an Lumbriciden. Verhandl. der deutsch. zool. Ges. 8. Versamml., S. 79—94.

1898. Loeb, L., Über Regeneration des Epithels. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. VI, S. 297—364.

1898. Michel, M. A., Recherches sur la régénération chez les Annélides. Thèse Paris.

1899. Bristol, C. L., The metamerism of Nephelis. Journ. of Morphology, Vol. XV, p. 17—72.

1899. Brumpt, E., De l'accouplement chez les Hirudinées. Bull. soc. Zool. France, Tome XXIV, p. 221—238.

1899. Graf, A., Hirudineenstudien. Abhandl. Kaiserl. Leop.-Carol. Deutsch. Akad. d. Naturf., Bd. LXXII, S. 213—404.

1899. Weismann, A., Tatsachen und Auslegungen in bezug auf Regeneration. Anat. Anz., Bd. XV, S. 445—474.

1900. Castle, W. E., The Metamerism of the Hirudinea. Proc. Amer. Acad. Arts and Sciences, Vol. XXXV, S. 285—303.

1900. Morgan, T. H., Regeneration: Old and new interpretations. Biol. Lect. mar. biol. Labor. Wood's Hall 1899, p. 185—208.

1900. Wagner, F. v., Beiträge zur Kenntnis der Reparationsprozesse bei Lumbriculus variegatus Gr. I. Teil. Zool. Jahrb., Abt. Anat., Bd. XIII, S. 603—682.

1901. Brandes, G., Die Begattung der Hirudineen. Abhandl. Nat. Ges. Halle, Bd. XXII, S. 373—392.

1901. Brumpt, E., Reproduction des Hirudinées. Mém. Soc. Zool. France, Tome XIII, p. 286—430.

1901. Driesch, H., Die organischen Regulationen. Leipzig.

1901. Leuckart, R. und Brandes, G., 1886—1901. Die Parasiten des Menschen, S. 535—897.

1901. Meyer, E., Studien über den Körperbau der Anneliden. Mitt. Zool. Stat. Neap., Bd. XIV, S. 247—585.

1901. Morgan, T. H., Regeneration. New York.

1902. Barfurth, D., Regeneration und Involution. 1896—1902. Ergebn. d. Anat. und Entwicklungsgesch., Bd. V—XI.

1902. Hübner, O., Neue Versuche aus dem Gebiete der Regeneration und ihre Beziehung zu Anpassungserscheinungen. Zool. Jahrb. Abteil. System., Bd. XV, S. 461—498.

1902. Morgan, T. H., Experimental Studies of the internal Factor of Regeneration. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. XIV, S. 562—591.
1902. Nusbaum, J., Vergleichende Regenerationsstudien. 1. Über die morphologischen Vorgänge bei der Regeneration des künstlich abgetragenen, hinteren Körperabschnittes bei Enchyträiden. Poln. Arch. Biol. Med. Wiss. Lemberg, Bd. I, S. 292—347.
1902. Oka, As., Über das Blutgefäßsystem der Hirudineen. Annot. Zool. Jap. on Tokyo, Vol. IV, p. 49—60 (war im Original nicht erhältlich).
1902. Schultz, E., Über die Regeneration bei Turbellarien. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXII, S. 1—30 (S. 19, 20 Erwähnung der Versuche von Sukatschoff an Aulastomum).
1902. Ders., Über das Verhältnis der Regeneration zur Embryonalentwicklung und Knospung. Biol. Zentralbl., Bd. XXII, S. 360—368.
1903. Lang, A., Beiträge zur Trophocöltheorie.
1903. Iwanow, P., Die Regeneration von Rumpf- und Kopfsegmenten bei Lumbriculus variegatus (Gr.). Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. LXXV, S. 327—390.
1903. Schultz, E., Über Regenerationserscheinungen bei Phoronis Mülleri. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. LXXV, S. 391 bis 420 (S. 392 Erwähnung der Versuche von Sussloff an Nephelis).
1903. Spiess, C., Recherches morphologiques, histologiques et physiologiques sur l'appareil digestif de la Sangsue (Hirudo medicinalis L.). Genève, Diss.
1903. Sukatschoff, B. W., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. LXXIII, S. 321—367.
1904. Albrecht, E., Ziele und Wege der Entwicklungsmechanik. Bericht der Senkenberg. naturf. Gesellsch. Frankfurt a. M.
1904. Liwanow, N., Die Darmmuskulatur der Oligochäten und Hirudineen. Zool. Anz., Bd. XIX, S. 585—589.
1904. Meyer, M., Beiträge zur Kenntnis der Reparationsprozesse bei Hirudineen. Diss. Leipzig.
1904. Nusbaum, J., Vergleichende Regenerationsstudien. 2. Über die Regeneration des Vorderteiles des Enchyträidenkörpers nach einer künstlichen Operation. Poln. Arch. Biol. Med. Wiss. Lemberg, Bd. II, S. 233—258.
1904. Schultz, E., Über Regenerationsweisen. Biolog. Zentralbl., Bd. XXIV, S. 310—317.
1904. Spiess, C., Recherches anatomiques et histologiques sur l'appareil digestif de l'Aulastome. Rev. Suisse de Zool. Genève, p. 585—647.
1904. Wilhelmi, J., Regeneration und Entwicklung. Bericht der Senkenberg. naturf. Gesellsch. Frankfurt a. M.
1905. Driesch, H., Skizzen zur Restitutionslehre. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. XX, S. 21—29.

1905. Heinrichs, B., Hirudineen der Umgebung von Bern. Diss. Bern.

1905. Nusbaum, J., Über die Regeneration der Polychäten Amphiglene mediterranea Leydig und Nerine cirratulus Delle Ch. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXIX, S. 222—307 (S. 295/96 enthält Angaben über Regenerationsversuche an Hirudineen).

1905. Rand, H. W., The Behavior of the Epidermis of the Earthworm in Regeneration. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. XIX, S. 16—57.

1905. Schultz, E., Über Reduktionen. I. Über Hungererscheinungen bei Planaria lactea. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. XVIII, S. 555—577.

1905. Stoppenbrink, F., Der Einfluß herabgesetzter Ernährung auf den histologischen Bau der Süßwassertrikladen. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. LXXIX, S. 496—547.

1905. Vejdovsky, F., Zur Hämocöltheorie. Prag.

1905. Wagner, F. v., Beiträge zur Kenntnis der Reparationsprozesse bei Lumbriculus variegatus Gr. II. Teil. Zool. Jahrb., Abt. Anat., Bd. XXII, S. 41—156.

1906. Driesch, H., Regenerierende Regenerate. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. XXI, S. 754/55.

1907. Gluschkiewitsch, Th. B., Regeneration des Vorder- und Hinterendes der Clepsine tessellata. Arch. f. Entwicklungsmechanik, Bd. XXV, S. 1—5.

1907. Korschelt, E., Regeneration und Transplantation. Marburg.

1907. Stevens, N. M., A Histological Study of Regeneration in Planaria simplicissima, Pl. maculata and Pl. Morgani. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. XXIV, S. 350—373.

1908. des Arts, L., Über die Muskulatur der Hirudineen. Zürich, Diss.

1908. Hirschler, J., Über regulatorische Vorgänge bei Hirudineen nach dem Verlust des hinteren Körperendes. Zool. Anz., Bd. XXXII, S. 212—216.

1908. Nusbaum, J., Beitrag zur Frage über die Abhängigkeit der Regeneration vom Nervensystem bei Nereis diversicolor. O. F. Müller. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. XXV, S. 632 bis 642.

1909. Hachlov, L., Die Körperwand von Hirudo medicinalis nebst einigen Bemerkungen über die Bayerschen Organe von Clepsine sexoculata. Zool. Jahrb., Bd. XXIX, Anat., S. 449 bis 484.

1909. Hertwig, O., Biologie. S. 610 Regeneration und Heteromorphose.

1909. Loeser, R., Beiträge zur Kenntnis der Wimperorgane (Wimpertrichter) der Hirudineen. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool., Bd. XCIII, S. 1—63.

1909. Przibram, H., Experimentelle Zoologie. II. Teil: Regeneration.

1909. Zielinska, J., Über Regenerationsvorgänge bei Lumbriciden. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XLIV, S. 467—526.

1910. Harding, W. A., The British Leeches. Parasitology: a Supplement to the journal of hygiene, Vol. III, Nr. 2.

1910. Johanssen, L., Zur Kenntnis der Herpobdelliden Deutschlands. Zool. Anz., Bd. XXXV, S. 367—379.

1910. Steinmann, P., Regeneration und Selektion. Verhandl. schweiz. naturf. Gesellsch. 93, Bd. I, S. 294/95.

1910. Wegelin, H., Beitrag zur Egelfauna des Thurgau. Mitteil. d. Thurg. naturf. Gesellsch., Heft 19, S. 67—82.

1911. Berninger, J., Über die Einwirkung des Hungers auf Planarien. J. W. Sprengel. Zool. Jahrb. Allgem. Zool., Bd. XXX, S. 181—216.

1911. Bolsius, H., Notice sur la biologie des Clepsines. Zool. Anz., Bd. XXXVIII, S. 454—455.

1911. Keiller, V. H., A Histological Study of Regeneration in Short Head pieces of Planaria simplicissima. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. XXXI, S. 131—141.

1911. Moltschanov, L. A., Ein Beitrag zur Biologie der Clepsinen. Zool. Anz., Bd. XXXVIII, S. 155—158.

1912. Bledowsky, R., Über die Regulationsfähigkeit bei Herpobdella (Nephelis) octoculata. Compt. rend. d. séances d. l. soc. scientif. de Varsovie V. Année, fasc. 6, p. 365—371.

1912. Lang, P., Über Regeneration bei Planarien. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LXXIX, S. 361—426.

1912. Sukatschoff, B. W., Beiträge zur Anatomie der Hirudineen. I. Über den Bau von Branchellion torpedinis. Mitteil. Zool. Stat. Neap., Bd. XX, S. 395—528.

1913. Rand, H. W. and Boyden, E. A., Inequality of the two eyes in regenerating Planarians. Zool. Jahrbuch, Abteil. Anat., Bd. XXXIV, S. 69—80.

1914. Barfurth, D., Regeneration und Transplantation. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. XXII, S. 356—601.

1914. Schapiro, J., Zur Regenenerationsfrage. Sitzungsber. Gesellsch. naturf. Freunde Berlin, Nr. 6, S. 207—303.

VI. Tafelerklärungen.

Erklärungen zu den Abbildungen.

Alle Figuren der Tafeln 2—4 sind mit Hilfe des Abbeschen Zeichenapparates angefertigt, ihre Vergrößerung ist ausgedrückt durch die Nummer von Objektiv und Okular von Leitz' Trockensystem (z. B. Vergr. 5 III = Objektiv 5, Okular III).

Buchstabenbezeichnung.

A.ö. = Darmschnittöffnung = sek. After.
B.g. = Bothroidalzellen.
B.m. = Bauchmark.
C.n. = Cuticula von Darmepithelzellen neu gebildet.
D.a.h. = histolysiertes Innere der Darmausstülpung.
D.a.p. = primäre Darmausstülpung, der weiteren Beobachtung unterzogen.
D.a.s. = sekundäre Darmausstülpung gleich vor der Fixierung entstanden.
D.e.p. = Darmepithel.

D.ep.c.z. = Große Zellen im Darmepithel von einer Cyste umgeben.
D.epid. = epidermal gewordene D.ep. Zellen.
D.d. = angeschnittene Darmdivertikel.
Ep.a. = auswandernde Epidermiszellen.
Ep.n. = neugebildetes Körperepithel.
G.f. = Gerinnselfüllmasse (Lymph-, Bothroidalzellen, durchschnittene Elemente des Nieren- und Geschlechtsapparates).
H.m.s. = Schnittränder des Hautmuskelschlauches.
K.ep. = alte Epidermis.
K.f.m. = undifferenzierte Kernfasermasse.
L.m.d. = Längsmuskeln des Darmkanales.
L.m.k. = Längsmuskeln des Hautmuskelschlauches.
M.ö. = Darmschnittöffnung = sekundäre Mundöffnung.
M.p. = Muskelparenchymfasermasse.
R.m.d. = Ringmuskeln des Darmkanales.
R.m.k. = Ringmuskeln des Hautmuskelschlauches.
V. = Verschlußstelle der Wundfläche (Zusammentreffen von Epidermis und sekundär verändertem Epithel der Darmausstülpung).
Z.k.n. = Zellkernnest.

Tafel 13.

Alle Figuren (1—9) beziehen sich auf Haemopis.

Fig. 1—3. Kontr.-Nr. 264. Hinterende, 1 Tag n.(ach) d.(er) Operation. Ventrale, hintere und dorsale Ansicht. Vergr. $^{8}/_{1}$, gezeichnet mit Präp. mikr. und Abbeschem Zeichenapparat.

Fig. 4. Kontr.-Nr. 268. Laterale Verletzung. 53 Tage n. d. Op. Hautmuskelschlauch hat sich nicht verengert. Handzeichnung. Vergr. ca. $^{3}/_{1}$.

Fig. 5. Kontr.-Nr. 262. Darmausstülpung (D.a.p.) senkrecht auf der Schnittfläche orientiert. 20 Tage n. d. Op. dors. Ans. Handzeichn. ca. $^{4}/_{1}$.

Fig. 6. Kontr.-Nr. 260. Darmausstülpung 50 Tage n. d. Op. dors. Ans. Der Hautmuskelschlauch hat die Wundfläche bis auf das vorgestülpte Darmrohr überdeckt. Vergr. Leitz Obj. 1, Ok. 0. Abbescher Zeichenapp.

Fig. 7. Kontr.-Nr. 264. Hinterende. 74 Tage n. d. Op. Darmrohr zurückgezogen. Vergr. $^{16}/_{1}$. Präp. Mikr. Abbescher Zeichenapp.

Fig. 8 und 9. Kontr.-Nr. 267. Vorderende 17 Tage n. d. Op. Der weißliche, durchschnittene Pharynx ragt wenig vor. Handzeichnung n. Nat.

Tafel 14.

Alle Figuren (10—16) beziehen sich auf Haemopis.

Fig. 10. Medianer Längsschnitt durch ein kaudales Reparat von 95 Tagen. Jugendliches Exemplar. Sublimat. Ehrl.-Van Gieson. Vergr. 3 I.

Fig. 11. Sagittaler Längsschnitt durch die dorsal von der sekundären Afteröffnung gelegene Partie eines Reparates von 38 Tagen. Darmausstülpung noch nicht verwachsen mit Hautmuskelschlauch. Subl. Hämal.-Van Gieson. 3 I.

Fig. 12. Frontaler Längsschnitt durch die links von der Median-

ebene gelegene Partie eines kaudalen Reparates von 261 Tagen. Subl. Osms. Ehrl.-Van Gieson. 3 I.

Fig. 13. Frontaler Längsschnitt durch die links von der Darmschnitt(mund)öffnung gelegene Partie eines Epithelregenerates von 47 Tagen. Subl. Salpetersäure. Hämat.-Van Gieson. 3 III.

Fig. 14. Regenerierte Epidermis mit darunterliegender Kernfasermasse von 47 Tagen desselben Objektes. 5 III.

Fig. 15. Vergrößerte Partie von Fig. 13. Zwischen neugebildeter Epidermis und altem Körperepithel ist die undifferenzierte Kernfasermasse erst von unzusammenhängenden Kernen bedeckt. Die Umrisse sind mit Vergr. 7 I, Details mit Öl-Immers. $^1/_{12}$ gezeichnet worden.

Fig. 16. Frontalgeschnittene regenerierte Epidermiszellen vom gleichen Objekt. 7 III.

Tafel 15.

Fig. 17. Stadium eines Wundverschlusses von 59 Tagen am vorderen Ende eines jungen Herpobdella-Individuums. Der Pharynx endigt blind. Darmepithelzellen degeneriert. Kommunikation der Bauchmarkfasern mit der Kernfasermasse. Medianer Längsschnitt. Subl. Osms. Ehrl.-Van Gieson. 7 I.

Fig. 18. Frontaler Längsschnitt durch ein laterales Reparat von 22 Tagen, Herpobdella. Zusammentreffen des Darmepithels mit der infolge Zellauswanderung gelockerten Epidermis. Subl. Ehrl.-Van Gieson. 7 I.

Fig. 19. Auswandernde Epidermiszellen in der Nähe eines kaudalen Reparates von 95 Tagen. Haemopis. Subl. Ehrl.-Van Gieson. 7 V.

Fig. 20. Frontalschnitt durch einen Darmausstülpungslappen von Haemopis. 20 Tage n. d. Op. Durch Zellwanderung und Histolyse ist das Gewebe stark gelockert. Subl. Ehrl.-Van Gieson. 7 I.

Fig. 21. Große rundliche Zellen von einer Cyste umgeben (Parasiten?) aus dem Epithel einer Darmausstülpung. Haemopis. Frontaler Längsschnitt durch ein vorderes Reparat von 55 Tagen. Subl. Eisessig. Ehrl.-Van Gieson. 7 I.

Fig. 22. Aus dem Verband sich loslösende Epidermiszellen derselben Serie in der Nähe der Wundverschlußstelle. 5 III.

Fig. 23. Scheinbare doppelte Afteröffnung infolge einer im Schnitt getroffenen Darmkanallängsfalte. Sagittaler Längsschnitt. Herpobdella. 66 Tage n. d. Op. Darmausstülpung noch nicht vollständig mit der Epidermis verwachsen. Subl. Ehrl.-Van Gieson. 5 III.

Fig. 24. Medianer Längsschnitt durch ein vorderes Reparat von 66 Tagen. Herpobdella. Darmkanal kommt nicht zum Durchbruch. Die Kernfasermasse hat an ihrer Oberfläche eine neue Epidermis gebildet. Subl. Ehrl.-Van Gieson. 5 I.

Tafel 16.

Fig. 25. Medianer Längsschnitt durch ein vorderes Reparat von 60 Tagen. Herpobdella. Das Pharynxepithel zeigt degeneriertes

Aussehen, während die nach außen gelangten Darmepithelzellen epidermalen Charakter angenommen haben (Cuticula). Subl. Ehrl.-Van Gieson. 5 I.

Fig. 26. Frontaler Längsschnitt durch die neugebildete Epidermis eines Reparates von 75 Tagen. Herpobdella. Die darunterliegende Kernfasermasse birgt zwei Zellkernnester und ist scharf abgegrenzt gegen das Bindegewebe. Subl. Salpetersäure. Ehrl.-Van Gieson. 5 III.

Fig. 27. Vergrößerte Partie von Fig. 25. Degenerierte Darmepithelzellen in keinem Zusammenhang mehr mit der Muscularis. Vergr. 7 I.

Fig. 28. Sagittaler Längsschnitt durch die dorsal von der Darmöffnung gelegene Partie eines vorderen Reparates von 60 Tagen. Herpobdella. Der Wundverschluß ist nicht durch eine neue Epidermis, sondern durch Zusammenwachsen der Körper- und Darmepithelränder zustande gekommen. Subl. Ehrl.-Van Gieson. 7 I.

Fig. 29. Vergrößerte Partie von Fig. 25. Übergang des degenerierten Darmepithels zu den normal ausgebildeten Epithelzellen der Darmausstülpung mit sekundär epidermalem Charakter. 7 I.

Fig. 30. Sagittaler Längsschnitt von gleichem Objekt. Durch Zuwanderung von spindelförmigen Zellelementen aus der Kernfasermasse wird eine epitheliale Verbindung hergestellt zwischen den Schnitträndern des Darmes und des Körperepithels. 7 I.

Fig. 31. Frontaler Längsschnitt durch die dorsal von der Schnittöffnung gelegene Partie einer Darmausstülpung eines Reparates von 69 Tagen. Herpobdella. Es ist nicht zu einem Verschluß der Wunde gekommen; die Zellen der hinteren Darmrohrpartie zeigen degeneriertes Aussehen. Subl. Osms. Ehrl.-Van Gieson. 5 III.

Zur Morphologie des Oberflächenreliefs der Rumpfdarmschleimhaut der Reptilien.

Von

Privatdozent Dr. med. **E. Jacobshagen**,
Assistent am anatomischen Institut zu Jena.

Mit Tafel 17—30.

Einleitung.

Die nachstehende Arbeit ist ein Ausschnitt aus Untersuchungen über das Rumpfdarmschleimhautrelief des Menschen und der Wirbeltiere. Sie sind veranlaßt durch die Lückenhaftigkeit unseres Wissens auf diesem Gebiete und insbesondere durch das geringe Maß von morphologischem Verständnis, mit dem die Oberflächenbildungen der Darmschleimhaut auch in zusammenfassenden Aufsätzen neuerer Zeit beurteilt worden sind. In der Überzeugung, daß nur Untersuchungen aus einem Guß und unter Benutzung einer möglichst breiten Grundlage Klarheit in die wirren Auffassungen bringen könnten, habe ich mich zu ihnen entschlossen. Die reichhaltige Sammlung der Jenenser anatomischen Anstalt bot materiell genügend Rückhalt. Für ihre Überlassung bin ich Herrn Geheimrat Prof. Dr. Maurer außerordentlich zu Dank verpflichtet.

Die Untersuchungen an Reptilien wurden im März 1915 sofort nach Niederschrift der Ergebnisse über das Rumpfdarmschleimhautrelief bei Amphibien begonnen. Ihr Abschluß ist durch meine Teilnahme am Verteidigungskrieg der deutschen Heimat sehr hinausgezogen. Inzwischen naht schon eine umfangreiche Arbeit über das Darmrelief der Vögel der Beendigung. Herr cand. med. S. Müller in unserem Institut ist ihr Verfasser. Hoffentlich können die Ergebnisse über das Darmrelief auch der Säugetiere bald folgen.

Neben der Semperschen Trockenmethode wurde bisweilen mit Rücksicht auf die Terpentinknappheit die Untersuchung unter

Wasser im Wachsbecken angewandt; sie kommt aber für feinere Relieffeststellungen nicht ernstlich in Betracht. Die photographische Darstellung der Bilder habe ich nicht nur auf Benutzung des Mikroskops mit schwachen Objektiven beschränkt, sondern vereinzelt auch zur Lupenphotographie gegriffen, wobei die Bilder vor der Reproduktion auf mindestens die Hälfte verkleinert wurden, um die Nachteile der Unschärfe etwas auszugleichen. Tageslicht kann bei allen Aufnahmen durch die Anwendung der Zeissschen Mikroskopierlampe und bei Benutzung der Schusterkugel durch jede elektrische Lampe oder durch Hängegaslicht ersetzt werden.

Im folgenden ist die Arbeit in zwei Teile zerlegt. Der erste bringt systematisch geeordnet die Beschreibung der Reliefs, der zweite ihre zusammenfassende vergleichende Betrachtung.

Der langgestreckte Kopfdarm der Reptilien weist auf den Kiefern oder auch am Gaumen ein recht verschiedenartiges Gebiß auf. Seröse und Schleimdrüsen stehen an den Lippen, am Gaumen, Mundboden und auf der so mannigfachen, meist freibeweglichen Zunge in wechselnder Verbreitung und Entwicklung. Das Epithel der Mundhöhle pflegt im Vorderteil mehr oder weniger ein mehrschichtiges Plattenepithel zu sein, während, wahrscheinlich im Zusammenhang mit der Höherentwicklung der Nasenatmung, in den rückwärtigen Partien ein geschichtetes Flimmerepithel zu finden ist, das gewöhnlich auch den langen Ösophagus bedeckt. In letzterem kommt aber bei Seeschildkröten, wo ja lange, stachelartige Papillen mit nach hinten gerichteten Spitzen und verhorntem Epithel verbreitet sind, Plattenepithel vor. Ösophagusdrüsen sind von Cheloniern, Krokodilen und Lacertiliern bekannt, angeblich aber alles andere, als auch nur bei ihnen allgemein verbreitet. Sie finden sich vorzugsweise nahe der Cardia. Der lange und bei Schlangen oft gerade, bei den meisten mit seinem kurzen Pylorusteil aber angelhakenförmig gekrümmte oder endlich (Krokodile, Chelonier) anderweitig geformte Magen besitzt wohl entwickelte Fundus- und Pylorusdrüsen. Erstere sind bei Cheloniern verzweigt und können gelegentlich Befunde fast wie bei Vögeln darbieten. Die Pylorusdrüsen zeigen manche Ähnlichkeit mit den Halszellen der Fundusdrüsen hinsichtlich der Drüsenzellen. Ein Muskelmagen, auch bei anderen (Python reticulatus) wohl angedeutet, ist besonders in der Ordnung der Krokodile entwickelt. Der auf die fast immer vorhandene Pylorusklappe folgende Rumpfdarm verläuft bei manchen (Coronella, Amphisbaeniden) fast gerade und ist sonst meist in kurze, oft zahlreiche

Windungen gelegt. Nur bei Schildkröten, sicherlich veranlaßt durch die viel geräumigere Leibeshöhle, sieht man oft längere Darmschlingen. Auffallend ist im ganzen die geringe Rumpfdarmlänge bei Reptilien. Ich gebe darüber eine kleine tabellarische Übersicht, da ich nirgends außer bei BRONN, wo DUVERNOYS Angaben über die Verhältnisse bei Schlangen wiedergegeben werden, darüber konkrete Belege finde[1]). Ich habe die Körperlänge von der Schnauzenspitze bis zum Schwanzende gerechnet und beziehe die Rumpfdarmlänge auf sie als die Zahl 1. Die Zahlen sind dann:

		KL.			KL.
1.	Sphenodon punctatum	0,63	26.	Tiliqua nigrolutea	1,00
	————		27.	Eumeces spec.	0,90
2.	Clemmys caspica	2,59	28.	Scincus officinalis	0,78
3.	Malacoclemmys insculpta	3,17	29.	Chalcides ocellatus	0,65
4.	Chrysemys scripta	2,37	30.	Chamaeleon vulgaris	0,53
5.	Chelone mydas	6,80		————	
6.	Trionyx aegypticus	2,94	*31.	Typhlops lumbricalis	0,26
7.	„ ferox	1,83	*32.	Python bivittatus	1,23
	————		33.	Eunectes notacus	0,89
8.	Osteolaemus tetraspis	1,52	34.	Boa constrictor	1,01
	————		*35.	Eryx indicus	0,43
9.	Hemidactylus spec.	0,80	*36.	Ilysia scytale	0,52
10.	Gecko verticillatus	0,64	37.	Cylindrophis rufus	0,69
11.	Ptychozoon homaloce-		38.	Tropidonotus tesselatus	0,59
	phalum	0,60	39.	„ natrix	0,99
12.	Calotes spec.	2,18	40.	Coluber quattuorlineatus	0,49
13.	Uromastix spinipes	1,05	*41.	„ scaber	0,30
14.	Phrynosoma cornutum	2,14	*42.	„ filiformis	0,50
15.	Zonurus cordylus	0,53	43.	Coronella austriaca	0,32
16.	Anguis fragilis	0,53	*44.	Heterodon maculatum	0,59
17.	Varanus niloticus	0,58	*45.	Oxyrhopus cloelia	0,59
18.	„ ocellatus	0,61	*46.	Dryophis	0,19
19.	Blanus cinereus	0,60	47.	Hydrus platurus	0,76
20.	Amphisbaena alba	0,56	*	„ „ (nach	
21.	Lepidosternum microce-			DUVERNOY)	0,90
	phalum	0,49	*48.	Hydrophis nigrocinctus	0,67
22.	Trogonophis Wiegmanni	0,50	49.	Distira cyanocincta	1,16
23.	Lacerta ocellata	0,54	50.	Vipera berus	0,77
24.	„ viridis	0,43	51.	Cerastes cornutus	0,44
25.	Psammodromus algirus	0,31	*52.	Ophis jaspideum	0,52

Mit Ausnahme bei Cheloniern findet man den Rumpfdarm selten länger als das Tier. Unter den Schildkröten mit allgemein längerem Darm, der sicherlich mit der großen seitlich entwickelten

1) DUVERNOYS Angaben sind in meiner Tabelle mit benutzt.

Masse des Tierkörpers zusammenhängt, die ja in einem Maße, wie es die Körperlänge darstellt, nicht zum klaren Ausdruck gelangt, fällt Chelone mydas sehr auf. Es ist das Tier unter den aufgeführten, von dem nach Brehm feststeht, daß es ein ausgiebiger Pflanzenfresser ist, wenn auch vermutet wird, daß es nebenher auf tierische Beute ausgeht. Möglicherweise ist hier die Pflanzennahrung die Ursache der großen Darmlänge. Wo aber, wie bei Osteolaemus unter den Krokodilen, wie Calotes und Phrynosoma unter den Eidechsen ansehnliche Darmlängen auftreten, läßt sich ein ähnlicher Grund nicht finden! Die Weite des Mitteldarms ist nie sehr groß und nimmt gegen das Mitteldarmende regelmäßig ab. Sehr zartwandige Därme, wie bei vielen Fischen, habe ich nie gefunden. Der Mitteldarm entbehrt angeblich fast überall der Darmdrüsen. Für Krokodile und Saurier sowie Ophidier ist das behauptet. Nur bei manchen Schildkröten, darunter den Trionychiden sind Lieberkühnsche Drüsen bekannt. Es scheint hohe Zeit, das einmal nachzuprüfen, es wäre ja erstaunlich, wenn z. B. den Sauriern im Mitteldarm Drüsen fehlen sollten, wo Oppel bei Ophisaurus apus solche doch im Enddarm abbildet!

Der Enddarm ist gegen den der Amphibien hoch entwickelt, am niedrigsten vielleicht noch bei den Cheloniern. Immer ist er weiter als der Mitteldarm, oft sehr weit. Auch seine Länge ist zum Teil erheblich. Ich bringe die Enddarmlänge nachfolgend in Bruchteilen der gesamten Rumpfdarmlänge zur Kenntnis.

		KL.
1.	Sphenodon punctatum	0,28
*2.	Testudo graeca	0,02
3.	Clemmys caspica	0,19
4.	Malacoclemmys insculpta	0,21
5.	Chrysemys scripta	0,24
6.	Chelone mydas	0,27
7.	Trionyx aegypticus	0,10
8.	„ ferox	0,10
*9.	Crocodilus niloticus, alt	0,07
*	„ „ jung	0,05
*10.	Gavialis gangeticus	0,03
11.	Osteolaemus tetraspis	0,12
12.	Alligator mississippiensis	0,11
13.	Hemidactylus spec.	0,26
14.	Gecko verticillatus	0,36
15.	Ptychozoon homalocephalum	0,31
*16.	Uroplatus fimbriatus	0,04
17.	Calotes spec.	0,33
18.	Iguana tuberculata	0,48
*19.	„ delicatissima	0,37
*20.	„ coerulea	0,03
21.	Phrynosoma cornutum	0,21
22.	Zonurus cordylus	0,39
23.	Anguis fragilis	0,20
24.	Varanus salvator	0,37
25.	„ niloticus	0,30
26.	„ ocellatus	0,32
27.	Blanus cinereus	0,20
28.	Amphisbaena alba	0,26
29.	Lepidosternum microcephalum	0,37
30.	Trogonophis Wiegmanni	0,33
31.	Lacerta ocellata	0,03
32.	Lacerta viridis	0,33
*33.	„ agilis	0,26
34.	Psammodromus algirus	0,38
35.	Tiliqua nigrolutea	0,21

		KL.			KL.
36.	Eumeces spec.	0,22	*	Tropidonotus natrix	0,09
37.	Scincus officinalis	0,26	49.	Coluber quattuorlineatus	0,28
*38.	„ Schneideri	0,43	*50.	„ scaber	0,49
39.	Chamaeleon vulgaris	0,33	*51.	„ filiformis	0,11
*	„ „	0,19	52.	Coronella austriaca	0,30
	———		*53.	Heterodon maculatum	0,22
*40.	Typhlops lumbricalis	0,09	*54.	Oxyrhopus cloelia	0,18
*41.	Python bivittatus	0,34	*55.	Dryophis	0,37
42.	Eunectes notacus	0,15	56.	Hydrus platurus	0,28
43.	Boa constrictor	0,31	*	„ „	0,25
*44.	Eryx indicus	0,20	*57.	Hydrophis nigrocinctus	0,14
*45.	Ilysia scytale	0,19	58.	Distira cyanocincta	0,09
46.	Cylindrophis rufus	0,16	59.	Vipera berus	0,12
47.	Tropidonotus tesselatus	0,20	60.	Cerastes cornutus	0,39
48.	„ natrix	0,13	*61.	Ophis jaspideum	0,23

* Die Angaben entstammen CUVIERS und DUVERNOYS Untersuchungen.

Fast allgemein besitzt der Enddarm ein Coecum. MECKELS zutreffende Angaben — soweit ich sie habe nachprüfen können — daß ein Blinddarm fehle bei Anguis fragilis und laticauda, bei Pelamis fasciatus, der Mehrzahl von Boa und Coluber, den Krokodilen, bei Lacerta ocellatus, Varanus bengalensis und maculatus, bei Emys orbicularis, Chelone mydas und imbricata, ergänze ich dahin, daß, wie MECKEL bei Coluber aurora, ich bei C. natalensis und dem Colubriden Hydrus platurus ein Coecum fand. Auch bei Boa constrictor fand ich es. Ein Blinddarm begegnete mir nicht bei Sphenodon, unter den Schildkröten bei Malacoclemmys und Thalassochelys sowie Trionyx, unter den Sauriern bei Lepidosternum und Psammodromus algirus. Auch bei Vipera berus vermisse ich einen Blinddarm. Über seine Form sind wir durch MECKEL und GEGENBAUR besonders anfgeklärt. Auch im nachfolgenden sind gelegentlich Bemerkungen über ihn beigefügt. Ich erwähne besonders, daß ich bei Tiliqua zwei Blinddärme wie bei Vögeln fand. Drüsen sind bisher aus dem Enddarm nur weniger Schildkröten und von Ophisaurus apus bekannt. Würde man nach ihnen suchen, würde man wohl noch sehr viele finden. Eine Enddarmklappe fehlt selten, weitverbreitet ist auch ein Faltenverschluß vor der Kloake. Der Aufbau der als Schlauchdrüse noch erhaltenen Leber und die hochentwickelten Verhältnisse des Pankreas sind wohl bekannt.

I. Ordnung: **Rhynchocephalia.**

1. **Sphenodon punctatum** Gray. Das von mir untersuchte Tier hatte mit Schwanz eine Länge von 48 cm, der Rumpfdarm war 30,5 cm lang, davon entfielen 8,5 cm auf den Enddarm.

Hinter der ziemlich hohen Pylorusfalte sieht man im Mitteldarmanfang ein einfaches Faltennetz mit kleinen polygonalen Maschen. Schon nach 2 cm überragen in ihm parallele Längsfalten alle übrigen Falten um ein Mehrfaches. Diese Längsfalten sind anfangs oft wellig gekräuselt und aus ihrem freien Rande ragen wohl kurze, breitzungenförmige Lappen empor. Keine Seitenfalte reicht auch nur bis zur Hälfte an diesen Falten empor. Im zweiten Mitteldarmdrittel sind die Fortsätze sehr selten geworden. Auch hat die Höhe aller Falten nachgelassen und nimmt weiterhin bis zum Mitteldarmende ab. Dies wird nicht durch eine Falte gebildet, gleichwohl darf man die Mitteldarm-Enddarmgrenze als deutlich bezeichnen. Eine plötzliche Zunahme des Darmumfanges aufs Doppelte ohne deutliche Abnahme der Wanddicke gibt eine leicht kenntliche Marke ab. Dazu sieht man an dieser Stelle das Mitteldarmrelief verschwinden und eine schmale neutrale Zone bestehen, ehe das Enddarmrelief entschieden einsetzt. Einen glatten Übergang von den Mitteldarmlängsfalten zu denen des Enddarmes finde ich nirgends. Wohl aber biegt an einer in Tafelfig. 3 nicht mehr dargestellten Stelle eine Mitteldarmlängsfalte schroff zu einer Nachbarfalte hinüber und endet hier. Der Enddarmanfang weist eine seitliche Ausbuchtung auf. In ihr — sie war mit Kot stark gefüllt — ist die Schleimhaut glatt. Im übrigen Enddarm sieht man ein einfaches, unregelmäßiges Faltennetz, in dem einzelne Längs- und Schrägfalten durch große Höhe auffallen. Nach $3^1/_2$ cm Verlauf zieht eine flache, ringförmige Erhebung quer um die Darmwand. Das hinter ihr folgende Darmstück war stark gedehnt und glattwandig bis zu der 1 cm vor dem After die Kloake abtrennenden hohen Ringfalte, die schon Günther erwähnt. In der Kloake finde ich nur einige Längsfalten (Tafel 17, Fig. 1—4).

Günther hat im Mitteldarm Längsfalten angegeben, die im oberen Viertel zahlreich seien, in der Mitte weniger würden und gegen den Enddarm ganz verschwänden. Kloake und Enddarm sind durch eine dorsale Schleimhautfalte getrennt. Ein Duodenum soll sich vom Mitteldarm durch eine 1,5 cm hohe Ringfalte abgetrennt haben.

II. Ordnung: Chelonia.

1. Unterordnung: Pleurodira.

Familie: Pelomedusidae.

2. **Sternothaerus** spec. Ich habe nur den Mitteldarm untersuchen können. Ihn durchzieht ein niedriges, einfaches Faltennetz. Bald treten darin Längsfalten in den Vordergrund, die erst geschlängelten, dann allmählich ganz geraden Verlauf nehmen. Ihre Höhe ist größer als die aller anderen Falten, die gegen den Enddarm hin nahezu verschwinden. Aber auch die Längsfaltenhöhe nimmt gegen die Bauhinsche Falte zu ab.

Familie: Chelydidae.

3. **Platemys** spec. Den Mitteldarm durchlaufen schmale, parallele Längsfalten mittlerer Höhe mit glattem freien Rand. Oft ist ihr Verlauf wellig. Später, nach und nach an Höhe abnehmend, ziehen sie ohne Seitenäste dahin bis zu einer Stelle 4,6 cm vor dem After. Hier wird der Darm plötzlich weiter, zugleich nimmt die Wandstärke ab. Es fehlt eine Bauhinsche Falte, zugleich ein Blinddarm. Die Mitteldarmlängsfalten setzen sich zum größeren Teil in das Darmendstück fort; einzelne Falten dagegen enden hier durch scharfes Umbiegen auf die Nachbarfalte. In dem vielleicht als Enddarm zu bewertenden Abschnitt verlaufen die Längsfalten geschlängelt und unregelmäßig. An den meisten Orten ist ihre Höhe beträchtlicher geworden. Oft sind sie gekräuselt. Niedrigere, kurze Längs-, Schräg- und Querfalten erzeugen gleich danach ein unregelmäßiges, unvollständiges Netz und nach 2 cm Verlauf stehen alle Falten sehr dicht gedrängt. Aber schon 1 cm später schwinden rasch die Schräg- und Querfalten und nur die Längsfalten ziehen mit glatten Rändern zum After.

2. Unterordnung: Cryptodira.

Familie: Testudinidae.

4. **Testudo graeca** L. Der äußerst zarten Pylorusklappe folgt ein einfaches, ziemlich niedriges, glattrandiges Faltennetz mit polygonalen Maschen. Nach kurzem Verlauf treten Längsfalten durch ihre scharf ausgeprägte Verlaufsrichtung und größere Höhe hervor gegen die andern, die aber niemals zum Schwinden kommen. Das ganze Relief flacht kaudalwärts allmählich ab. Ich finde keine Bauhinsche Falte, auch kein eigentliches Coecum. Aber ein Enddarm scheint doch zu bestehen und ihn durch-

laufen grobe, etwas wellige oder zackige Längsfalten. Kurz vor der Kloake wird die Faltenhöhe gering und es taucht hier ein Netzwerk mit überwiegend schmalen Längsfalten auf.

Siebold und Stannius sowie Gegenbaur haben das Vorkommen eines Coecums für dies Tier angegeben. Rudolphi fand im Rumpfdarm analwärts bis zur Kloake Längsfalten und zwischen ihnen anfangs feine Querfalten, also ein Netz. Die Maschen dieses Netzes fand er durch feinere Fältchen geteilt. Weiter kaudalwärts schwanden die Querfalten und blieben nur Längsfalten zurück. Cuvier hat offenbar einen Enddarm vermißt, denn wenn er angibt, sein Tier habe eine Mitteldarmlänge von 68 cm gehabt und eine Enddarmlänge von 1,4 cm, so ist es so gut wie sicher, daß er lediglich die Kloake als Enddarm ansah (vgl. meine Tafel 17, Fig. 5).

5. **Testudo tabulata** Walb. Auch hier ist die Pylorusfalte sehr zart. Im Mitteldarmanfang besteht ein niedriges Faltennetz mit rundlichen und im ganzen langgestreckten Maschen und glatten Faltenrändern. Später treten die Längsfalten in den Vordergrund. Sie fangen an, gerade und parallel zu verlaufen. Die anderen Falten treten bis zum Mitteldarmende bis zum vollen Schwund zurück. Hinter der etwas schrägen Bauhinschen Falte steht ein kleines Coecum, an der Abgangsstelle vom Enddarm durch einen Schleimhautwulst abgesetzt. Im riesig gedehnten Enddarmanfang finde ich ganz flache Netzreste. Leider ging mir der Rest des Darmes während der Kriegszeit verloren (Tafel 17, Fig. 6 u. 7).

Siebold und Stannius geben das Bestehen einer Bauhinschen Klappe und eines Enddarmcoecums an. Rudolphi fand gleiche Reliefzustände wie bei T. graeca.

6. **Cyclemys amboinensis** Dan. An gelegentlich früher gemachten Präparaten stellte ich fest, daß auch hier ein Relief von erst gewellten, später von fast geraden Längsfalten gebildet wird, zwischen denen anfangs Schräg- und Querfalten zu finden sind, die ich in der zweiten Mitteldarmhälfte vermisse. Alle Falten sind glattrandig. Die Längsfalten sind hoch und stehen dicht, ihre Höhe nimmt späterhin stufenweise ab. Die Verbindungsfalten des Darmanfanges sind immer nur niedrig.

7. **Emys orbicularis** L. Hinter der zarten, niedrigen Pylorusfalte beginnt ein ziemlich engmaschiges einfaches Netz mit rundlich-polygonalen Maschen. In ihm treten die Längsfalten durch größere Höhe hervor. Ihr freier Rand läßt hier und da stumpfe Fortsätze aufragen. Nach nur 6—7 Netzmaschen ändert sich dies

Relief dahin, daß die Quer- und Schrägfalten fast völlig schwinden und nur noch die etwas höher gewordenen, glattrandigen, annähernd parallelen Längsfalten bestehen. Ihr Verlauf ist leicht wellig, fast gerade. Diese Falten ziehen bis zum After, allmählich abflachend und etwas breiter werdend. Auch geht ihre Anzahl zurück durch vorzeitiges Verschwinden einzelner Falten. Eine Enddarmklappe und ein Coecum fand ich nicht (Tafel 18, Fig. 8).

Siebold und Stannius geben ein Coecum an. Rudolphi notiert das Bestehen einer Enddarmfalte. Nach ihm ist der Mitteldarm „von oben bis unten sehr zierlich der Länge nach gefaltet. Die Fältchen sind zart und, da sie sehr dicht aneinander stehen, sehr zahlreich; untereinander verbinden sie sich nur schwach, etwas mehr jedoch gegen den Magen und nach dem After zu".

8. **Clemmys caspica** Gmelin. Das untersuchte Tier war 32 cm lang, sein Rumpfdarm 83 cm, davon kamen 16 cm auf den Enddarm. Am Anfange des letzteren steht ein kurzes, stumpfes Coecum. Die Pylorusfalte ist äußerst niedrig und zart. Den Mitteldarm bedeckt ein einfaches Faltennetz. Es ist von mittlerer Höhe, und die Längsfalten sind höher als die übrigen. Ihr Verlauf ist für eine ganz kurze Strecke zunächst gerade, dann stark und bald weniger geschlängelt. Es erinnert sehr an das von Distira und anderen Schlangen. Bei meinem Exemplar trat nur der gerade Faltenverlauf viel früher ein. Schräg- und Querfalten sind zwar niedriger als die Längsfalten, anfangs aber sehr häufig. Allmählich läßt ihre Zahl nach und im weiteren Mitteldarmverlauf schwinden sie schließlich ganz, so daß vor der kräftigen Bauhinschen Klappe nur noch Längsfalten bestehen, deren Höhe auch viel geringer geworden ist. Im End- und Blinddarm — beide waren bei meinem Tier durch Inhalt recht gedehnt — finde ich nur einzelne verstreichbare Längs- und Querrunzeln. Von einem feineren Relief keine Spur. Erst später tauchen niedrige, dichtstehende Längs- und Schrägfalten auf. Unmittelbar vor dem After steht eine Anzahl ansehnlicher Längswülste (Fig. 9).

9. **Malacoclemmys insculpta.** Das Tier war 28 cm lang, sein Rumpfdarm 88,9 cm, davon entfielen 18,5 cm auf den Enddarm. Hinter der niedrigen Pylorusfalte erkennt man zunächst ein niedriges, glattrandiges, einfaches Faltennetz. Schon nach 2 cm machen sich durch größere Höhe Längsfalten bemerklich, nach 3 cm treten sie in geschlängelten, fast zickzackartigen Verlauf ein. So bleibt das Bild eine Weile, dann aber werden alle bis auf die Längsfalten niedriger und verschwinden. 10 cm hinter dem

Pylorus ist der Schwund vollzogen und man sieht von nun an nur noch leicht geschlängelte Längsfalten bis zur mäßig kräftigen Bauhinschen Falte ziehen. Im erweiterten Enddarm, dem ein Blinddarm fehlt, findet sich ein feines, leicht unregelmäßiges, langgestrecktes Netz. Unter ihm ziehen durch den ganzen Enddarm grobe Längsfalten dahin. $6^1/_2$ cm vor dem After beginnt die dünnwandige Kloake.

10. **Chrysemys scripta var. elegans.** Das Tier maß 15,3 cm, sein Rumpfdarm 36,3 cm, davon kamen 8,9 cm auf den Enddarm. Das Relief des Mitteldarmes besteht aus ziemlich niedrigen parallelen, erst zickzack, dann geschlängelt und zuletzt gerade verlaufenden Längsfalten. Die Faltenhöhe nimmt gegen die Bauhinsche Falte zu ab. Nur die 4 ersten Zentimeter des Mitteldarmes weichen von der Schilderung ab. Hier stehen die Längsfalten durch Quer- und Schrägfalten in Verbindung. Das Enddarmrelief konnte ich nicht untersuchen (Tafel 18, Fig. 10).

Familie: **Chelydridae.**

11. **Chelydra serpentina** L. Hinter der ansehnlichen Pylorusfalte folgt ein einfaches Faltennetz mit unregelmäßigen, polygonalen Maschen. Nach kurzer Zeit aber schon gewinnen Längsfalten durch mäßige Höhenzunahme und konsequente Verlaufsrichtung die Oberhand. Die meisten von ihnen laufen über größere Darmstrecken hin zickzackförmig unter stumpfen Winkeln oder sie sind wellenförmig geschwungen. Alle Falten sind glattrandig. Allmählich flacht das Relief ab, die Längsfalten werden gestreckt, die Quer- und besonders die Schrägfalten seltener und viel niedriger. Zuletzt sieht man fast nur noch Längsfalten und ganz winzige, kurze Querfältchen. Die hohe Bauhinsche Klappe führt in einen sehr weiten Enddarm mit seitlicher, blindsackartiger Ausbuchtung. Ihn bedeckt ein sehr niedriges, ziemlich großmaschiges, glattrandiges Faltennetz.

Familie: **Chelonidae.**

12. **Chelone mydas** L. Bei einer Gesamtlänge des Tieres von 32,6 cm fand ich den Rumpfdarm 221,5 cm lang, auf den Enddarm entfielen davon 60,5 cm. Eine Pylorusfalte fehlt. Aber das Relief gestattet ebenso wie die plötzliche Abnahme der Wanddicke eine genaue Feststellung der Grenze, die durch das Verschwinden der Magengrübchen bezeichnet wird. Im Mitteldarm sieht man ein glattrandiges, ziemlich niedriges, einfaches Faltennetz

mit polygonal-rundlichen Maschen. Aus ihm heben sich nach 12 cm Verlauf Längsfalten durch geregelten Parallelverlauf hervor, die sofort sich in stumpfwinklige Zickzacks zu legen beginnen. Diese Zickzackfalten sind etwas höher als die Quer- und Schrägfalten und letztere beiden bleiben weiterhin in der Höhe zurück, bis 40 cm hinter dem Pylorus der Schwund aller Falten bis auf die Zickzackfalten einsetzt. Diese haben gleichzeitig immer stumpfwinkligere Zickzacks ausgeführt und 48 cm hinter dem Darmanfang beginnt ihr Verlauf gerade zu werden, während ihre Höhe weiterhin nachläßt. Eine BAUHINsche Falte fehlt. Aber 60,5 cm vor dem After setzt ziemlich rasch bei gleichzeitiger Lumenerweiterung eine Wandverdickung ein. Hier liegt wohl sicher die Enddarmgrenze. Im Relief sehe ich nur bei zwei Mitteldarmfalten an dieser Stelle schmale, ganz niedrige Querfalten zu benachbarten ziehen, sonst ist kein scharfer Reliefübergang feststellbar. Im Mitteldarmende finden sich aber weniger Längsfalten als im Enddarmanfang, auch treten hier niedrige Querfalten auf, die sich mit den Längsfalten zu einem flachen Netz mit rundlichen Maschen verbinden. Auf diese Weise gelingt es, ungefähr auch durch das Relief eine schärfere Abgrenzung von Mittel- und Enddarm durchzuführen.

RUDOLPHI hat das Relief von Ch. mydas und einer damals „neuen, großen westindischen Art" untersucht, „die sich vorzüglich durch ihren sehr großen Kopf, ganz kleinen Schwanz und stärker gewölbten Schild von der vorigen Art unterscheidet". Bei beiden findet er Längsfalten vom Magen bis zur Kloake. Zwischen ihnen sind oben im Darm feine Querfalten entwickelt und in den durch sie umschlossenen Maschen sind wieder feine Fältchen. Weiter analwärts verlieren sich die Querfältchen nach und nach, und zum Schluß sind nur noch Längsfalten übrig. MECKEL untersuchte auch Ch. mydas und sagt: „Der Länge nach, doch etwas geschlängelt, und nicht ganz regelmäßig, so daß sie einander stellenweise näher und entfernter stehen, verlaufen 15—16 Falten, welche unter allen sowohl die breitesten als die höchsten sind. Sie werden durch zahlreichere, niedrigere schräge Falten so untereinander verbunden, daß dadurch größere und kleinere rautenförmige Räume entstehen, und diese werden wieder durch noch niedrigere quere und schiefe Fältchen abgeteilt, so daß ein sehr deutliches und zusammengesetztes Netz gebildet wird. Allmählich verschwindet dieser Bau und schon in der Mitte des Darmes sind nur wenige, kaum merkliche, nicht verbundene Längen-

erhabenheiten übrig. In ihrem hinteren Teile ist die innere Darmhaut völlig glatt."

13. **Chelone imbricata** L. MECKEL findet im Mitteldarm etwa doppelt soviel (wenigstens 30) und viermal so hohe Längsfalten als bei Ch. mydas. Aber die Falten sind viel schmaler. „Zwischen ihnen finden sich verhältnismäßig weit niedrigere, aber in demselben Verhältnis als sie selbst, höhere Zwischenfalten als bei Ch. mydas, welche mittels kleinerer ein ähnliches, doch weniger zusammengesetztes Netz bilden. Nach hinten werden die Längenfalten dicker, etwas niedriger, zwischen ihnen erheben sich kleinere, und in demselben Verhältnis wird das netzförmige Gewebe schwächer, niedriger. Im Endteile des Darmes bilden niedrige und dicke, der Zahl nach bedeutend verminderte Längenfalten mit ungefähr gleich hohen, queren und schrägen sie vereinigenden Zwischenfalten ein grobmaschiges Netz." Nach OPPEL besteht erst ein Faltennetz, das sich später in Längsfalten auflöst und im unteren Teil des Mitteldarmes vollständig geschwunden ist.

14. **Chelone** spec. Ich finde im Mitteldarmanfang ein von schmalen, mittelhohen, parallelen Längsfalten gebildetes Relief. Die Faltenränder sind anfangs leicht gekräuselt, später glatt. Oft sind die Falten geschlängelt. Quer- und Schrägäste sind zunächst selten, nehmen aber dann an Häufigkeit sehr zu. Sie sind stets niedriger als die Längsfalten. Später sind die Maschen rundlich und es besteht ein sehr zierliches Netzwerk. Zum Schluß flacht auch dies ab. Den Enddarm konnte ich nicht untersuchen (Fig. 11).

15. **Thalassochelys corticata** Rondelet. Der von mir untersuchte Rumpfdarm hatte eine Länge von 299 cm. Eine Pylorusfalte vermißte ich. Zwar bezeichnet eine Einschnürung die Stelle des Pylorus, aber innen ist die Grenze offenbar komplizierter. Die von mir angenommene Grenze zwischen Kopf- und Rumpfdarm verläuft am aufgeschnittenen Darm quer S-förmig und wird bei mikroskopischer Reliefbetrachtung charakterisiert durch das Verschwinden der Pyloruskrypten und das Auftreten der viel weiteren und rundlich-polygonalen Mitteldarmnetzmaschen. Die ephemeren Magenlängswülste aber setzen sich unbeirrt in den Darm auf viele Zentimeter hinein fort als auch hier leicht verstreichbare Bildungen.

Das Mitteldarmrelief ist ein einfaches, glattrandiges Faltennetz von mäßiger Höhe. Die Faltenhöhe ist aber verschieden und dadurch kann stellenweise der falsche Eindruck eines bestehenden Doppelnetzes vorgetäuscht werden. Nach 50 cm Verlauf treten

die Längsfalten energisch in gerade Richtung und ihnen gegenüber bleiben die übrigen Falten unscheinbarer und wenig charakteristisch. Nach einem Darmverlauf von 120 cm sind fast nur noch Längsfalten da, deren Höhe auch abgenommen hat. 83,5 cm vor dem After wird der Darm plötzlich etwas weiter, die Schleimhaut dicker, ebenso die Längsfalten. Auch nimmt die Höhe der Längsfalten zu und es erheben sich zunächst einige höckerähnliche Fortsätze aus ihrem freien Rand, die aber bald wieder verschwinden. Desgleichen findet man im Endabschnitt noch Reste von Quer- und Schrägfalten des Mitteldarmnetzes. Ob die bezeichnete Endstrecke als Enddarm aufzufassen ist, muß eine mikroskopisch-anatomische Untersuchung entscheiden (Tafel 18, Fig. 12).

5. Unterordnung: **Trionychoidea.**

16. **Trionyx aegypticus**[1]). Das untersuchte Tier war 31 cm lang, sein Rumpfdarm 91,2 cm, davon entfielen 9,2 cm auf den durch eine kräftige Klappe abgetrennten Enddarm. Im Mitteldarm erhebt sich gerade gegenüber dem Mesenterialansatz eine rundliche wulstartige Schleimhautlängsfalte, „die anfangs bis 2 mm Höhe erreicht und fast schnurgerade abwärts verläuft. Über eine Darmstrecke von 46 cm hin bildet sie die einzige grobe Reliefserhebung, obgleich ihre Höhe bereits zuletzt etwas abgenommen hat. Von hier läßt sich die Falte, rasch niedriger werdend, zwar noch ganz bis zur Bauhinschen Klappe verfolgen, ist aber in der zweiten Mitteldarmhälfte nicht ganz ohne Konkurrenz. Rasch nacheinander erheben sich neben ihr 5—7 neue flache Längswülste, gegen die unsere Hauptfalte bis zum 60. Zentimeter noch durch größere Höhe sich auszeichnet, ihnen später aber völlig gleicht und etwa auch nur noch $^1/_2$ mm Höhe besitzt". Außer diesem besteht aber noch ein feineres Relief, das man als ein Doppelnetz am ehesten bezeichnen kann. „Am meisten fällt das aus sehr schmalen Falten gebildete Hauptnetz in die Augen. Am längs aufgeschnittenen Darm verlaufen seine am besten entwickelten Falten parallel zueinander und schräg, bilden also am geschlossenen Darmrohr innen eine Menge paralleler Spiralen. Ihre Zahl mag etwa 20 betragen. Sie sind streng mathematisch aber lange nicht alle Spiralfalten, da manche sich stellenweise mit benachbarten verbinden." „Mit diesen spiral verlaufenden Falten kontrastieren anfangs meist erheblich die Längsfalten, die sie miteinander verbinden. Diese Längsfalten sind fast durchweg viel

1) Siehe Jacobshagen, Anat. Anzeiger, Bd. XLVIII.

niedriger als die Spiralfalten. Teils stellen sie schwache Leistchen dar, die von der Basis der einen Falte zur nächsten ziehen und hier enden, oder sich an ihren Flächen in gleicher Höhe bis zum freien Faltenrand ziehen, teils sind sind sie nahe der einen Spiralfalte von ansehnlicherer Höhe, erreichen aber in mäßigster Höhe kaum die Basis der Nachbarfalte, teils haben sie endlich fast gleiche Höhe wie die Spiralfalten, sind höchstens in der Mitte etwas niedriger. Im Darmanfang sind diese Falten am freien Rande nun niemals glatt, sondern mit mehrminder stumpfen, lappigen Anhängen versehen, die selten einmal die schmale Zungenform annehmen. In den ersten 6 cm des Mitteldarmes sind diese Fortsätze am höchsten, werden dann allmählich kürzer und stumpfer und schwinden kurz vor der Darmmitte ganz. Im Bereiche ihres Vorkommens zeigen sie sich am meisten auf den Schrägfalten und da besonders an Maschenecken, kommen aber auch zwischen den Ecken vor und gehen oft auch von Längsfalten aus. Mit der Abnahme der Fortsätze geht auch eine Abnahme der Höhe der Spiralfalten selbst einher und ebenso eine geringe Zunahme in der Höhe der Längsfalten. So kommt ein Bild wie in Tafelfig. 15 zustande, das ich kurz vor der Mitteldarmmitte antraf. Man sieht, hier ist der Verlauf der Spiralfalten weniger horizontal, sondern langgestreckter als in Tafelfig. 14. Dies Längerwerden der Spiralen verändert weiterhin das Relief stark. Auch verlaufen die Falten nicht mehr so regelmäßig und die Längsfältchen werden flacher. Dadurch, daß die ehemaligen Spiralfalten nach und nach Längsverlauf annehmen, kommt ein langgestrecktes Netz zustande.“ „Die Faltenhöhe nimmt fortgesetzt ab und gegen das letzte Mitteldarmviertel sieht man das Netz überhaupt aufhören. In dem soeben beschriebenen Hauptnetz finden wir nun aber im ganzen Mitteldarm noch ein engmaschiges, zartes Drüsennetz, wie es die Magengrübchen und ähnliches bei anderen Wirbeltieren umschließt. Es ist flach und besitzt rundliche Maschen. Schon in Tafelfig. 14 sehen wir es. Nach dem Schwund des Hauptnetzes im letzten Darmviertel sehen wir es dann allein das ganze Dauerrelief bilden. Es zeigt fast überall das nämliche Bild. 4—12 Maschen im Anfang, später aber mehr finden sich in je einer Masche des Hauptnetzes. Das feine Netz setzt sich an keiner Stelle auf die Seitenflächen der Falten des Hauptnetzes fest, besitzt auch nirgends Fortsätze an den freien Faltenrändern. Von seinem Boden nehmen die Lieberkühnschen Drüsen von Trionyx den Ausgang. Das Haupt- und Drüsennetz

bilden nun auch über die wulstartige alleinige Längsfalte der ersten Mitteldarmhälfte einen nicht wesentlich irgendwo beeinflußten Überzug. Auf dieser Falte entspricht das Relief ganz dem der Nachbarschaft.“ Nun springt eine lange trichterförmige Klappe ins Darmlumen vor — es ist 9,2 cm vor dem After und unter ihr ragt von der dorsalen Darmwand her eine kreiselförmige Urogenitalpapille von 17 mm Länge vor, an deren Spitze ventralwärts die Genitalöffnungen liegen. In der ventralen Kloakenwand liegt $^1/_2$ cm hinter der Klappe die Mündung der Harnblase und 4 cm tiefer der Phallus. Das Relief dieses Abschnittes besteht aus Längsrunzeln und zudem sieht man fast überall ein feinmaschiges glattrandiges Netz. Die Frage, ob die Kloake in diesem Fall dem Enddarm homolog ist, lasse ich offen (Fig. 13—16).

17. **Trionyx ferox** Schneid. Das untersuchte Tier war 8,2 cm lang, sein Rumpfdarm 15 cm, der Kloaken- oder Enddarmabschnitt (vgl. Tr. aegypticus) beansprucht 1,5 cm dieser Länge. Der Reliefbefund deckt sich mit dem von Tr. aegypticus, indessen reicht die große Längsfalte gegenüber dem Mesenterialansatz bis zum letzten Mitteldarmviertel, wo sie dann sehr rasch unter plötzlich auftauchenden neuen Parallelfalten verschwindet. Auch ist die Höhe dieser Falte im Mitteldarmanfang beträchtlicher. Die Spiralfalten des Hauptnetzes treten noch schöner heraus wie bei der vorigen Art, die übrigen Feinheiten zeigte das wenig günstige Präparat nicht so deutlich, besonders bezüglich der Längsfältchen. Im Kloakenabschnitt ist das feine Netz sehr deutlich. Dazu bestehen noch ephemere Längsfalten unter ihm.

18. **Trionyx sinensis** Wiegm. hat Hoffmann untersucht Hier soll die interessante Längsfalte des Mitteldarmes auch bestehen.

III. Ordnung: **Emydosauria.**

19. **Krocodilus niloticus** L. Ich untersuchte das Schleimhautrelief, verlor aber während der Kriegszeit meine allgemeinen Notizen über den Darmkanal des Tieres. Daher bemerke ich, daß nach Cuviers Angaben von einem 5,79 m langen Rumpfdarm 40,6 cm auf den Enddarm entfielen, bei einem jungen Tier aber von 74,6 cm Rumpfdarmlänge nur 3,6 cm.

Das Mitteldarmrelief ist ein eigenartiges Faltennetz. Anfangs imponieren zunächst in spitzwinkligen, parallelen Zickzacks dahinziehende Längsfalten von kaum mittlerer Höhe. Sie stehen ziemlich nahe beieinander, sind aber nicht alle gleich hoch. Oft steht

zwischen zwei annähernd gleich hohen eine viel niedrigere. Oft stehen die Winkel dieser Falten untereinander durch besonders ansehnliche Querfalten in Verbindung. Im übrigen sind die Zickzackfalten durch zarte und niedrige Quer-, auch Schrägfalten verbunden, so daß enge Maschen entstehen, die an sehr zahlreichen Orten durch von ihnen wiederum ausgehende feinere Fältchen in 2—4 engere Maschen zerlegt werden. Das so entstehende Bild ist sehr zierlich. Fortsätze sind in meinem Präparat anfangs ziemlich selten, dagegen ist der Rand der Zickzacks oft leicht gekräuselt oder flach eingekerbt. Wo Fortsätze bestehen, sind sie breitbasig, stumpf und niedrig. In einer späteren Mitteldarmpartie sind solche breite Fortsätze häufiger. Gegen den Enddarm hin werden die Winkel der Längsfalten immer größer und sehr stumpf, die Fortsätze verschwinden und das ganze Relief flacht etwas ab. Im Enddarm sehe ich an nicht zu gedehnten Stellen ein flaches, engmaschiges, glattrandiges Netz (Fig. 17—19).

Damit im Widerspruch stehen teilweise CUVIERS Angaben. Er unterscheidet am Mitteldarm einen vorderen weiteren und dünnwandigen Abschnitt, in dem er lediglich kleine Zotten ohne Verbindungsfalten findet, und einen engeren, dickwandigeren hinteren Teil mit Zickzacklängsfalten, die durch kleine, von einem zum anderen verlaufende Falten verbunden sind und ein sehr feines Netz bilden. Diese Zickzackfalten des zweiten Abschnitts nehmen gegen Mitteldarmende wellenförmigen Verlauf an und stehen hier und da noch durch einzelne Querfalten in Verbindung. Im Dickdarm findet CUVIER eine Art von Zotten, die aus unregelmäßigen Falten gebildet werden. Diese Darstellung ist offenbar von GEGENBAUR und HALLER übernommen, obwohl schon MECKEL nichts mehr von diesen zwei Mitteldarmabteilungen und dem Zottenrelief erwähnt und RUDOLPHI ausdrücklich bemerkt, er habe beim Krokodil keine Spur von Zotten gefunden, sondern ein Relief ähnlich dem von Chelone mydas. Nach MECKEL trifft man im Mitteldarmanfang zunächst „viele, meistens viereckige, von hohen Wänden umgebene Zellen, die allmählich niedriger werden". Sie gehen später in wellenförmige Längsfalten, und danach in etwa 10 gerade, ziemlich breite Streifen über. Ich habe mich an einem zweiten Exemplar davon überzeugt, daß MECKELS Angabe betreffs des Reliefs aus dem Mitteldarmanfang richtig ist. An diesem Tier konnte ich auch den sehr muskulösen Enddarm näher studieren. Er bot drei Abteilungen. Die erste reicht nicht ganz bis zur Enddarmmitte, schließt sich an die zarte BAUHINsche

Falte. Ihr fehlt ein Blinddarm. Das Relief dieses Teiles bildet ein enges, niedriges Faltennetz. Unter ihm stehen am Enddarmanfang noch einige kurze Längsrunzeln. Das folgende Stück des Enddarmes wird zu Dreifünftel aus einer durch dicke Längsrunzeln und vorherige Einschnürung kenntlichen Abteilung gebildet, in der zugleich das feine Relief etwas weitmaschiger ist, gebildet, zu Zweifünftel aber aus dem Endstück, das durch eine mäßig hohe Ringfalte und eine unmittelbar darunter sitzende Halbringfalte vom vorigen geschieden ist. Hier ist unter dem feinen Netz ein Dutzend grober, gerader Längswülste zu finden. Über das Ende des Mitteldarmreliefs beim zweiten Tier bemerke ich, daß ich hier die gewellten Längsfalten gerade werden sah und im letzten Mitteldarmfünftel die Quer- und Schrägfalten verschwanden, so daß kurz vor dem Enddarm nur Längsfalten zu sehen waren.

20. **Crocodilus americanus** Laur. RATHKE fand im Mitteldarm ein doppeltes Faltennetz, ein weitmaschiges, dessen Falten „mehrere nebeneinander von vorn nach hinten verlaufende und stark eingeknickte oder zickzackförmige Längsfalten zusammensetzen, deren jede an je einem ihrer Winkel durch eine weniger hohe, etwas dünnere und schräg gerichtete Verbindungsfalte mit einer ihr zunächst benachbarten vereinigt ist“. „Weiterhin werden dann die zickzackförmig verlaufenden Längsfalten immer freier, indem ihre Verbindungsfalten, je weiter nach hinten, um so niedriger werden, und zuletzt gewöhnlich ganz verschwinden. Das Netzwerk zweiter Ordnung erhält sich meistens bis an das Ende des Dünndarms, wird aber nach hinten immer zarter.“

21. **Osteolaemus tetraspis** Cope. Ich untersuchte ein Tier von 71 cm Gesamtlänge. Der Rumpfdarm war 107 cm lang, 12,5 cm davon kamen auf den Enddarm. Im engen Mitteldarm trifft man ein Faltennetz mit viel höheren Längs- als Querfalten. Die Längsfalten verlaufen geschlängelt und haben leicht gekräuselte Ränder, aus denen anfangs häufig breite, kurze oder auch zungenförmige Fortsätze aufragen. An vielen Orten liegen die Biegungsstellen der Längsfalten auf gleicher Höhe bei benachbarten. Hier abgehende Verbindungsfalten sind dann stets höher als andere. Letztere sind immer glattrandig und niedrig. Die von ihnen umschlossenen Maschen sind immer eng. Später verschwinden zunächst die Fortsätze von den Längsfalten, die Kräuselung des freien Randes und dann der Zickzackverlauf. Nur leicht geschlängelt und zuletzt gerade ziehen die Falten dahin. Auch die Höhe der Schräg- und Querfalten hat abgenommen und es kommt

ziemlich zeitig zu ihrem vollständigen Schwund. Im Enddarm finde ich hauptsächlich niedrige Längsfalten, die offenbar alle leicht verstreichbar sind, dazu ein sehr feines, glattrandiges Netz. In der Kloake treten wieder gröbere Netzstrukturen sehr unregelmäßiger Art auf. Ganz zum Schluß erheben sich unter dem Netz eine Anzahl grober Längsrunzeln (Tafel 20, Fig. 20 u. 21).

22. **Caiman sclerops** Schn. Auch hier ist das Mitteldarmrelief ein Netzwerk. In ihm haben Längsfalten Zickzackverlauf oder winden sich mäandrisch. Die meisten von ihnen sind durch größere Höhe ausgezeichnet. Wiederum pflegen Verbindungsfalten zwischen Längsfaltenwinkeln die höchsten zu sein. All die anderen zahlreichen Verbindungsfalten sind niedrig und umschließen rundliche oder querovale Maschen. Das ganze Relief flacht allmählich gegen den Enddarm hin ab. Die Längsfalten zeigen nie mehr Zickzacks, sondern verlaufen erst wellig, dann ganz gerade. Zum Schluß verstreichen sie beinahe, nachdem die anderen Falten schon verstrichen sind. Im Enddarm sieht man ein ganz zartes, einfaches, enges glattrandiges Faltennetz, das erst in der Kloake etwas höher und weitmaschiger wird. Hinter der Bauhinschen Klappe treten noch verschiedene gröbere Reliefteile hervor. Es sind dies vier halbkreisförmige Querfalten vom Aussehen der Valvulae conniventes, deren Höhe nur bei zweien über 2 mm beträgt. Diese Gebilde stehen in ziemlich weitem Abstand voneinander. Zwischen der Bauhinschen Klappe und der ersten Ringfalte zeigt mein Präparat acht verschieden lange, fast gerade, grobe Längsfalten, die ebenso wie die Ringfalten vom feinen Netz überzogen werden und wohl als leicht verstreichbare Gebilde zu beurteilen sind. Auch hinter der vierten großen Querfalte kommt noch ein Abschnitt mit ebensoviel Längsrunzeln (Fig. 22—25).

Rathke hat C. sclerops auch untersucht. Sein Befund deckt sich mit dem von Crocodilus americanus beschriebenen vollkommen.

23. **Caiman palpebrosus** Cuv. ist von Rathke untersucht. Auch hier besteht ein Doppelnetz, das sich anfangs ganz wie bei Crocodilus americanus verhält, aber im späteren Mitteldarm verschwanden auch die Längsfalten vollkommen, und zwar in ziemlich großer Entfernung vom Enddarm. Auch war zwischen den Längsfalten die letzte Zeit über das Netzwerk (das feinmaschigere) „ganz undeutlich, worauf in dem hintersten Teil des Dünndarmes die Schleimhaut eine ebene Fläche darbot, an der sich sehr zerstreut liegende kleine Grübchen gleich feinen in dieselbe gemachten Einstichen, befanden“.

24. **Alligator mississippiensis** Daud. Der untersuchte Rumpfdarm maß 134,5 cm in der Länge, davon kamen 15 cm auf den Enddarm. Auch hier besteht wieder ein Faltennetz. Seine Ränder sind glatt, seine Falten niedrig. Die unregelmäßig gewundenen Längsfalten treten durch größere Höhe zunächst hervor. Später flacht das Relief im ganzen etwas ab und die Längsfalten laufen mehr zickzackförmig. Von den Ecken gehen überall höhere Verbindungsfalten zu den Nachbarzickzacks, während die anderen Verbindungsfalten durchweg flacher sind. Später werden die Längsfalten fast gerade, die Zahl der Quer- und Schrägfalten wächst und die Maschen werden rundlicher. Hinter der flachen Bauhinschen Falte sieht man in dem recht gedehnten Enddarm ein einfaches, glattrandiges, niedriges Netz mit ziemlich engen Maschen. Gröbere ephemere Runzeln tauchen unter ihm hier und dort auf. In der Kloake erhöhen sich die Falten des feinen Netzes noch einmal etwas, auch nimmt die Maschengröße zu. Acht grobe Längsfalten erheben sich unter ihm vor dem After.

Rathke gibt an, die Mitteldarmschleimhaut bilde ein mäßig weitmaschiges Netzwerk von dünnen, aber ziemlich hohen Falten, in dessen Maschen zartere Falten vorkommen und ebenfalls netzartig verbunden sind. Ungefähr in der Mitte des Dünndarmes gehen dann die Falten des Netzwerkes erster Ordnung ganz allmählich in niedrigere Längsfalten über, die sich auf die Dickdarmklappe erstrecken und einen sehr schwach zickzackförmigen Verlauf haben, während zwischen ihnen das Netzwerk zweiter Ordnung immer zarter wird, bis seine nur von dünnen und sehr niedrigen Falten umschlossenen Maschenräume das Aussehen von kleinen Einstichen in die Schleimhaut gewinnen. Im Enddarm trifft er ein sehr engmaschiges Netzwerk, das „von sehr niedrigen aber ziemlich oder selbst erheblich breiten leistenartigen Hervorragungen ihrer Substanz gebildet wird, und dessen Maschenräume mir als sehr kleine Gruben oder feine Einstiche erscheinen“. Vgl. meine Tafel 21, Fig. 26—28.

IV. Ordnung: **Squamata.**

I. Unterordnung: **Lacertilia.**

Familie: **Geckonidae.**

25. **Hemidactylus spec.** Ich untersuchte ein Tier von 10,6 cm Länge. Der Rumpfdarm maß 8,4 cm, davon entfielen 2,2 cm auf den Enddarm. Im Mitteldarm ziehen parallele, glattrandige Längsfalten mittlerer Höhe dahin. Hin und wieder, na-

mentlich anfangs, stehen sie durch niedrigere schräge Äste in Verbindung. Ein Netz kommt aber nirgends zustande. Das Mitteldarmrelief flacht gegen die zarte BAUHINsche Falte ab. Der sehr weite Enddarm zeigt eine seitliche Bucht. Sein Relief wird von einem einfachen, niedrigen, engmaschigen Netz gebildet. Darunter ziehen in der ersten Hälfte wenige, in der dickwandigeren zweiten aber zahlreiche, mehrminder regelmäßige Längswülste dahin. Kurz vor dem After steht eine niedrige quere Ringfalte.

26. **Hemidactylus turcicus** L. MECKEL gibt das Bestehen von sehr vielen niedrigen wellenförmigen Längsfalten im Mitteldarm an.

27. **Gecko verticillatus** Laur. Mein Exemplar war 23,2 cm lang, sein Rumpfdarm 14,8 cm, davon kamen 5,4 cm auf den Enddarm. Die Pylorusklappe ist lang und kräftig. Im Mitteldarm besteht ein Längsfaltenrelief, das an ungedehnten Stellen geschlängelt verläuft (Fig. 29). Die Falten sind bis über die Mitteldarmmitte hinaus leicht gekräuselt und es ragen an manchen Stellen Fortsätze aus ihnen empor. Später fehlt die Schlängelung der Längsfalten, vor allem aber die Fortsatzbildungen sowie die Kräuselung. Der Faltenrand flacht weiterhin fortgesetzt ab. Verbindungsfalten sind im ganzen Mitteldarm selten. Die Faltenzahl ist am Darmende kleiner als am Anfang. Das Verschwinden der Längsfalten geschieht hier durch Zusammenlaufen und Verschmelzen zweier Nachbarfalten. Dem Enddarmanfang sitzt ein hornartig gekrümmter Blinddarm auf. Ihn, sowie den ganzen Enddarm überzieht ein niedriges, einfaches, glattrandiges Faltennetz mit rundlich polygonalen Maschen. Unter ihm stehen anfangs einige verstreichbare Längsrunzeln. 22 mm hinter der BAUHINschen Falte liegt eine mehrere Millimeter hohe, vom feinen Relief überzogene Ringfalte. Sie ist 2 mm breit. 6—7 mm später folgt eine schmalere und niedrigere Ringfalte und dann folgt die Kloake, deren Ende kurze Längswülste unter dem Netzrelief zeigt.

28. **Gecko aegyptiacus** hat nach MECKEL im Mitteldarm einfache, gerade, lange und dichtstehende Längsfalten.

29. **Ptychozoon homalocephalum** Crev. Bei einer Körperlänge von 17,7 cm fand ich die Rumpfdarmlänge zu 10,7 cm. Davon kamen 3,3 cm auf den Enddarm. Leicht geschlängelte und anfangs auch leicht gekräuselte Längsfalten annähernd parallelen Verlaufs durchziehen den Mitteldarm. Die Kräuselung nimmt bald, die Schlängelung langsamer ab, letztere etwa gleichzeitig mit der Höhenabnahme des Reliefs. Schräg- und Querfalten

sind überall selten und viel niedriger als die Längsfalten. Hinter der flachen BAUHINschen Falte stehen im Enddarm besonders schmale, niedrige Längsfalten. Sie werden bald viel höher und lassen Schrägfalten von sich ausgehen. 2 cm hinter der Enddarmklappe enden die Längs- und Schrägfalten in einen nach hinten konvexen Querwulst. Dicht vor diesem hatte auch die Wanddicke zugenommen. Hinter der Querfalte folgt wieder ein dünnwandigerer Abschnitt mit einigen Längsfalten, dann kommt eine zweite schräge Ringfalte und wieder ein dünnwandigerer Abschnitt von 5 mm Länge mit einem gegen die Kloake abschließenden Querwulst. In der Kloake stehen eine Anzahl Längsrunzeln.

Familie: **Uroplatidae.**

30. **Uroplatus fimbriatus** Schneid. MECKEL fand in der vorderen Mitteldarmhälfte von Gecko fimbriatus sehr zahlreiche, dichtstehende und hohe Längsfalten. Ihre Höhe war der des Darmdurchmessers gleich.

Familie: **Pygopodidae.**

31. **Pygopus lepidopus** Lac. MECKEL fand sehr spärliche, niedrige Längsfalten im Mitteldarm.

Familie: **Agamidae**

32. **Draco volans** L. Ich fand hinter der mittelhohen Pylorusfalte zunächst ein Netzwerk mit langgezogenen Maschen und an Höhe gering überwiegenden Längsfalten, die aber bald höher werden. Ihr anfangs geschlängelter Verlauf wird später glatt; zunächst bestehende niedrige zungenartige Fortsätze verschwinden auf ihnen. Schräg- und Querfalten treten schon nach den ersten 2—3 Maschen fast restlos zurück. Den Enddarm konnte ich nicht untersuchen.

Damit steht im Widerspruch die Angabe TIEDEMANNS, der im Mitteldarmanfang viele deutliche, beträchtlich lange Querfalten antraf. „Im mittleren Teil des engen Darmes verlieren sich die Querfalten allmählich, und im unteren Teil desselben erblickt man statt derselben schwache Längenfalten.“ Der weite Enddarm besteht aus mehreren Abteilungen, ihm sitzt ein gekrümmter kleiner Blinddarm auf, dessen Schleimhaut stark gefaltet ist. Bald hinter ihm steht eine enge Ringklappe, eine zweite starke gefaltete Ringklappe folgt vor der Kloake, in der man starken Längsfalten begegnet.

33. **Calotes** spec. Bei einer Körperlänge von 5,5 cm war der Rumpfdarm 12 cm lang. 4 cm davon kamen auf den Enddarm. Dieser beginnt mit schrägstehender Bauhinscher Falte und hat ein kurzes Coecum an der Seite. Die Pylorusfalte ist mäßig hoch. Das Relief bilden hohe parallele Längsfalten, die fast ungeschlängelt dahinziehen, aber bis zum Enddarm einen gekräuselten Rand ohne Fortsätze aufweisen. Schräg- und Querfalten sind viel niedriger als die Längsfalten und nicht häufig. Hinter der kräftigen Enddarmklappe folgt ein weiter Abschnitt, in dem man allerorten ein engmaschiges, glattrandiges, zartes Netzwerk finden kann. Im mittleren Enddarmdrittel erheben sich unter ihm eine Anzahl gröbere Längs-, Quer- und Schrägfalten, die ein unregelmäßiges Netz entstehen lassen, das mit einer Querfalte abschließt. Der Schluß ist wie der Enddarmanfang gebaut.

34. **Agama** spec. Das Mitteldarmrelief wird von Längsfalten gebildet. Sie verlaufen fast parallel, sind anfangs stark, später wenig geschlängelt. Ihre Höhe ist zunächst ziemlich beträchtlich, nimmt dann aber ab. Der Faltenrand ist leicht gekräuselt, ohne Fortsatzbildungen. Schräg- und Querfalten fehlen fast. Wo sie auftreten, sind sie sehr niedrig. Im Enddarm meines schlecht erhaltenen Tieres sah ich kein konstantes Relief, nur einzelne verstreichbare Runzeln. Der Enddarm war stark gefüllt gewesen. Nahe dem Darmende steht vor der Kloake eine niedrige Ringfalte. Auch die Enddarmklappe ist niedrig.

35. **Agama stellio** L. Meckel fand im Mitteldarm sehr viele, niedrige Längsfalten, die wellenförmig verliefen.

36. **Agama marmorata.** Von diesem Tier bemerkt Meckel, daß im Mitteldarm gerade, hohe, dichtstehende und unverzweigte Längsfalten zu finden seien.

37. **Chlamydosaurus Kingi.** Gray zeigt im Mitteldarm mittelhohe, geschlängelte parallele Längsfalten. Ihr freier Rand besitzt keine Fortsätze, ist aber fast bis zum Enddarm leicht gekräuselt. Nur im Mitteldarmanfang sah ich einige Quer- und Schrägfalten, in der Mitte keine, im letzten Drittel wieder wenige. Neben der Bauhinschen Falte steht ein Blinddarm. In ihm und dem übrigen Enddarm finde ich ein feinmaschiges, glattes Netz mit quergestreckten Maschen. Unter ihm wölben sich unregelmäßige Längswülste, die vor dem letzten Darmdrittel mit zwei schrägen Wülsten abschließen. Der Endabschnitt war frei von gröberen Falten (Tafel 21, Fig. 30).

38. **Uromastix spinipes** Daud. Recht niedrige, glattrandige Schräg- und Querfalten bilden zusammen mit mittelhohen, fast parallelen Längsfalten ein Netzwerk. Der Rand der Längsfalten ist leicht gekräuselt und mit niedrigen Fortsätzen versehen. Letztere schwinden bald, nicht aber die Kräuselung. Schräg- und Querfalten treten im Mitteldarmende mehr in den Vordergrund. Dem Enddarm sitzt vorn seitlich ein schräg gerichtetes Coecum auf. Das im Enddarm vorhandene feinmaschige Faltennetz habe ich im Blinddarm nicht gesehen (Tafel 21, Fig. 31).

39. **Metopocerus cornutus** Daud. Ich finde geschlängelte und leicht gekräuselte Längsfälten im Mitteldarm. Später wird ihr Verlauf nach und nach gerade, aber die Kräuselung der Falten nimmt eher zu als ab. Fortsätze fehlen. Sehr selten sind ganz niedrige Schräg- und Querverbindungen zwischen den Längsfalten. Am häufigsten sind sie immer noch im vordersten Darmdrittel. Eine eigentliche Bauhinsche Falte und ein Blinddarm ist nicht da. Die Enddarmgrenze ist aber leicht zn finden, da das Mitteldarmrelief in gleicher Höhe plötzlich abschneidet, die Wand hier dünn und das Lumen weit wird. Im Enddarm besteht ein ganz flaches eng- und quermaschiges Netzwerk. Außerdem aber trifft man in der zweiten Enddarmhälfte neun Halbring- oder zwei Drittelringfalten annähernd queren Verlaufs. Sie lassen das dem Mesenterialansatz gegenüberliegende Stück der Darmwand frei und stehen leicht schräg, und zwar so, daß die zwei ersten ihre Konvexität nach vorn, die sieben letzten aber in zunehmendem Maße nach dem After zukehren. Ihre Höhe ist beträchtlich, am niedrigsten in der Mitte, also nahe der Ansatzstelle des Mesenteriums, am höchsten unweit des seitlich freien Endes. Von da fallen sie ziemlich plötzlich in der Höhe ab. Bei einem großen Tier erreichten diese Halbringfalten etwa 1 cm Höhe. Kurz vor dem After wird das feine Netz etwas weitmaschiger (Fig. 32 u. 33).

40. **Iguana tuberculata** Laur. Ein 64 cm langer Rumpfdarm hatte einen Enddarmabschnitt von nicht weniger als 31 cm Länge. Ihm saßen vorn seitlich zwei kurze Blinddärme an. Im Mitteldarmanfang bestehen hohe, zungenförmige, längsgestellte Fortsätze. Ihre Basen stehen miteinander durch ganz niedrige Längsfältchen, selten statt dessen durch Querfalten oder durch beide, in Verbindung. Aber schon nach 1 cm Verlauf hängen sie alle durch erst niedrige, dann rasch höher werdende Längs- und Querfalten zusammen und man sieht: Es waren Ecken rautenförmiger Maschen, an denen vorher die Fortsätze unvollständig

verbunden standen. Die Falten und zunächst besonders die Querfalten, die dem Relief vom zweiten bis fünften Zentimeter des Darmes das Gepräge geben, werden allmählich höher und höher und erreichen die Höhe der Fortsätze zum Schluß beinahe. So haben wir nach 5 cm ein Netzwerk vor uns, das eine Weile gleichmäßig ist, in dem dann aber Längsfalten durch fast geraden Verlauf und bedeutendere Höhe vorwalten. Ja die Schräg- und Querfalten beginnen sogar an Zahl und Höhe abzunehmen, wenigstens in den Zwischenräumen der Längsfalten, während sie an deren Seitenflächen noch erhalten bleiben. Der hinter der ansehnlichen Bauhinschen Klappe folgende Enddarm war durch Inhalt stark gedehnt. Nur am ersten Anfang sah ich Reste eines sonst offenbar durch Drehung verstrichenen einfachen, glattrandigen, niedrigen Faltennetzes. Unmittelbar vor der Kloake steht eine niedrige Ringfalte (Tafel 22, Fig. 34 u. 35).

Cuvier bemerkte im Dünndarm von I. coerulea, die wie die gleich zu erwähnende I. delicatissima nicht mehr als besondere Art aufgefaßt wird, Längsfalten. Der Enddarm war durch eine Einschnürung in zwei Abteilungen geteilt. Auch im Mitteldarm von I. delicatissima gibt Cuvier das Bestehen von Längsfalten an. Der Enddarm besitzt ein Coecum mit glatter Schleimhautoberfläche. Der Enddarm selbst zeigte im Anfang sechs Querfalten, die aber nicht den ganzen Darm umliefen. Sonst war die Enddarmschleimhaut glatt.

41. **Phrynosoma cornutum** Harl. ist von mir untersucht. Bei einer Gesamtlänge von 10,9 cm fand ich die Rumpfdarmlänge zu 23,3 cm, von denen 4,8 cm auf den Enddarm entfielen. Das auf die niedrige, kräftige Pylorusfalte folgende Mitteldarmrelief zeigt anfangs den Charakter eines einfachen glattrandigen Netzwerkes, in dem aber gleich die Längsfalten höher zu werden und sich in Zickzacks oder doch in stärkere Schlängelung zu legen beginnen. Aber schon nach 1 cm Verlauf bemerkt man ein schnelles Schwinden der Quer- und Schrägfalten und nach zwei weiteren Zentimetern sind solche Verbindungsfalten Seltenheiten. Die allmählich abflachenden Längsfalten sind anfangs am Rande häufig gekräuselt. Bald geht aber diese Kräuselung zurück und die glatten Falten nehmen nach und nach geraden Verlauf an (Tafel 23, Fig. 36).

Familie: **Zonuridae.**

42. **Zonurus cordylus** L. Mein Tier maß 35,8 cm, sein Rumpfdarm 18,9 cm. Auf den Enddarm kamen davon 7,4 cm.

Im Mitteldarm sieht man ein Faltennetz mit sehr verschieden weiten polygonal-rundlichen Maschen. Stellenweise treten in ihm Längsfalten durch geraden Verlauf hervor. 2 cm hinter der ansehnlichen Pylorusfalte fallen alle durch größere Höhe und geschlängelten, fast zickzackförmigen Verlauf auf. Vom fünften Zentimeter an läßt die Schlängelung wieder nach und ist dicht vor dem Enddarm so gut wie verschwunden. Fortsatzbildungen fehlen überall im Mitteldarm. Im End- und Blinddarm sieht man ein sehr feines einfaches Netz. Unter ihm erheben sich fast überall einige Längswülste. 38 mm hinter der eben angedeuteten BAUHINschen Falte läuft ein 2 mm dicker und etwa ebenso hoher ringförmiger Schrägwulst und 3 mm dahinter eine ähnliche halbkreisförmige Schrägfalte. Dicht vor der Kloake steht noch eine Ringfalte.

MECKEL fand im Mitteldarm sehr viele niedrige, wellenförmige Längsfalten ohne Querverbindungen.

Familie: **Anguidae.**

43. **Ophisaurus ventralis** L. MECKEL fand Zotten im Mitteldarm. Sie standen dicht gedrängt und bildeten quere, dünne Blätter. Ihre Länge betrug bis $1^1/_2$ Linien, ihre Breite bis zu $^1/_2$ Linie. Sie endeten stumpf. Nur das vorderste Mitteldarmviertel ist mit Zotten besetzt. Die Zotten verschwinden dann plötzlich restlos. MECKEL äußert den Verdacht, daß die Ursache für den letztgenannten Befund vielleicht in starker Darmdehnung zu suchen sei. Das halte auch ich mit Rücksicht auf den Befund bei Anguis für wahrscheinlich.

44. **Anguis fragilis** L. Ich untersuchte ein Exemplar von 33,5 cm Länge. Sein Rumpfdarm war 17,9 cm lang, 3,6 cm davon waren Enddarm. Hinter der Pylorusfalte sieht man zunächst lauter quergestellte, ziemlich hohe, zungenförmige Fortsätze, deren meiste unverbunden dastehen. Jedoch finde ich an kleinen Stellen Nachbarzotten durch leichtgeschlängelte Querfalten verbunden, ähnlich etwa wie im Darmanfang von Boa. Gleich neben solchen Bildern erkennt man an anderen Zotten ein anderes Verhalten. Sie hängen durch ganz niedrige Längsfältchen zu 2—3, ja wohl gar zu 6—8 an der Basis zusammen. 2,5 cm hinter dem Pylorus sieht man die Zotten statt der Querrichtung die Längsrichtung einnehmen. Erst macht ein Teil der Basis eine rechtwinklige Drehung, dann erst die ganze Basis. Die Zotte steht also in einer schmalen Übergangszone winklig geknickt. Vom

vierten Zentimeter an hängen viele Zotten bereits durch Längsfalten zusammen, vom siebenten Zentimeter an dann alle. Hier sind die Zotten selbst schon breitbasiger, stumpfer und niedriger geworden. 2 cm später sind sie verschwunden und nur niedrige, glatte Längsfalten ziehen dahin. Der Enddarm hat keinen Blinddarm, keine Klappe am Anfang und doch ist sein Beginn durch eine plötzliche Lumenerweiterung und das plötzliche Verstreichen der Längsfalten des Mitteldarmendes leicht feststellbar. Die Enddarmschleimhaut bildet ein sehr niedriges und zartes Faltennetz, das ich nur in der durch eine schmale Ringfalte abgetrennten Kloake vermisse. Unter dem zarten Netz bestehen hier und da niedrige, regellos verlaufende, kurze Runzeln.

Rudolphi fand den Mitteldarm mit anastomosierenden Fältchen bedeckt. Von ihnen entspringen zottenähnliche Fortsätze. In der Darmmitte stehen die Zotten am dichtesten, vorn und hinten dünner. Im Mitteldarmende fehlen sie ganz. Meckel findet im Mitteldarmanfang eine „ansehnliche Menge kleiner dreieckiger, platter, von oben nach unten und der Spitze zur Grundfläche ungefähr $^1/_3$ Linien hoher Fältchen, die von oben nach unten im allgemeinen sehr dicht gedrängt aufeinanderfolgen, nach den Seiten aber bedeutend weiter — im Durchschnitt um $^1/_2$ Linie — voneinander stehen und in dem hinteren Teile des Darmkanals zu vollständigen Längenfalten zusammenfließen. Diese Falten selbst sind wieder, mit Ausnahme des letzten Teiles des Dünndarms, an ihrem freien Rande mehr oder weniger tief in Zotten gespalten.“ Vgl. meine Tafel 22, Fig. 37—39.

Familie: **Varaniden.**

45. **Varanus salvator** Laur. Ich habe einen Rumpfdarm von 95,5 cm Länge untersucht, davon entfielen 35 cm auf den Enddarm. Im Mitteldarmanfang bietet sich ein eigenartiges Bild dem Auge dar. Am längs des Mesenterialansatzes aufgeschnittenen Darm sieht man von einer dieser Schnittlinie gegenüber verlaufenden Linie nach rechts und links leicht gebogene und geschlängelte 1—2 mm hohe, krause Falten schräg nach hinten ziehen. Bei genauer Betrachtung ergibt sich: 1. daß nicht durchgängig die Falten der rechten und der linken Seite in der Ausgangslinie zusammenhängen, 2. daß auch nicht die beiden Seiten in der Höhe der beiderseitigen Schrägfaltenabgangsstellen gleich sind, 3. daß gelegentlich die Falten einer Seite nahe der Ausgangslinien mit der nächstfolgenden ihrer Seite zusammenhängen,

4. daß zwei benachbarte Schrägfalten einer Seite sich gelegentlich berühren und miteinander verwachsen. Nach etwa 10 cm Verlauf ist das Bild regelmäßiger; die Schrägfalten verlaufen fast gerade, sind parallel. Es bestehen dann also geschlossene Schrägringe, deren vordere Konvexität an der dem Mesenterialansatz abgewandten Darmstelle liegt und nach vorn durchgeknickt ist, deren hintere runde Konvexität nahe dem Mesenterialansatz gelegen ist. Im vorderen Teil waren die Schrägringe an der vorderen und ventralen Knickstelle oft nicht in sich geschlossen oder hingen hier mit Nachbarringen zusammen. Oder in ihrem geschlängelten Verlauf berührten sie sich gelegentlich mit Nachbarringen und verwuchsen mit ihnen. Aber volle Regelmäßigkeit ist auch in dieser Mitteldarmzone nicht erreicht und gelegentlich taucht immer noch einmal eines der Bilder der ersten Darmstrecke auf. Nach 46—50 cm Verlauf sind die Schrägfalten viel niedriger geworden und wir sehen nun ganz deutlich ein Netz zusammentreten, das folgenden Ursprung hat. Schon hinter dem Pylorus tauchen zu den bisher erwähnten zarte, oft nicht ganz vollständige Fältchen mit sehr verschieden langen, zungenartigen Fortsatzbildungen auf. Sie stehen ziemlich senkrecht zur Richtung der Schrägfalten und enden an deren Basis. Die Schrägfalten selbst sind nun auch keineswegs glattrandig, sondern aus ihrem Rand ragt eine dichte Fülle schmaler, faden- bis zungenförmiger oder spitzdreieckiger Fortsätze empor. Ihre Höhe ist ansehnlich und verringert sich langsam und nicht erheblich. Sie stehen ziemlich regelmäßig im Vergleich zu den Fortsätzen der Längsfältchen. Die Längsfalten stehen 2—3 mal so nahe beieinander wie die Schrägfalten, mit denen zusammen sie rautenförmige Maschen umschließen. Während die Schrägfalten später niedriger werden, nehmen gegen die Mitteldarmmitte die Längsfalten etwas an Höhe zu, rücken gleichzeitig auseinander und bilden dann schon kurz hinter der Darmmitte ein gleichmäßiges Netz. Zugleich nimmt der Schrägverlauf der Schrägringfalten zu. Das Relief endet 60,5 cm hinter dem Pylorus mit einer niedrigen Ringfalte. Im Enddarm folgt ein ganz feines, zartes, niedriges Netz und unter ihm sieht man einzelne mehrminder dichtstehende parallele Längsrunzeln. Eine hohe quere Ringklappe findet sich 11,5 cm vor dem After. Ihr zentraler Teil ist scharf kaudalwärts umgebogen. Sie führt in einen höchst merkwürdigen Abschnitt, den ein etwas großmaschigeres, glattes Netz bedeckt, unter dem sich zwei mächtige, bis 7 mm hohe schräge Ringfalten erheben. Auch hier liegt die vordere Kon-

vexität gegenüber dem Mesenterialansatz. Die erste beginnt gleich hinter der Trichterklappe, die anderen 3 cm tiefer. Nicht handelt es sich um Spiralfalten hier! 2 cm vor dem After steht wieder eine mächtige Trichterklappe. Sie ist über 5 mm hoch. Erstaunlicherweise ist sie kranialwärts anstatt kaudalwärts gerichtet. Ihre Schleimhaut ist stark längsgefaltet (Tafel 23, Fig. 41).

46. **Varanus niloticus** L. Das Tier maß 98,5 cm insgesamt, sein Rumpfdarm 57,5 cm, davon kamen 17,5 cm auf den Enddarm. Der Reliefbefund ist im Mitteldarm dem von V. salvator höchst ähnlich, indessen besteht schon anfangs mehr Regelmäßigkeit. In den zwei ersten Zentimetern sieht man erst Längsfalten, die dann leicht geschlängelt verlaufen. Die zwei mittelsten bilden den ersten Schrägring, die seitlichen bilden nur — denn sie verlaufen am aufgeschnittenen Darm divergierend und sind nach hinten konvex ausgebuchtet — $^3/_4$, $^1/_2$ usw. Schrägringe. Wie bei V. salvator ist der Rand der Schrägringfalten mit zahlreichen, schmalen, zottenartigen Fortsatzbildungen bedeckt. Ich finde sie aber nicht so zahlreich und nicht so lang. Dazu finde ich noch ein zweites System von Fortsatzbildungen. Es liegt mitten im Zwischenraum zwischen je zwei Ringfalten. Hier sieht man von einer ihnen parallelen Schräglinie ganz niedrige, zierliche, oft zweilappige Fortsätze entspringen, deren Höhe noch geringer ist als die der auch hier vorhandenen, aber ebenfalls oft in Fortsatzbildungen aufgelösten oder wenigstens mit kurzen Fortsätzen versehenen senkrecht stehenden Längsfältchen. Die feine, zwischen den schrägen Ringfalten stehende schräge Fortsatzreihe verschwindet nach und nach und fehlt in der zweiten Mitteldarmhälfte. Ebenso kommen an vielen Orten die Längsfalten ganz oder größtenteils zum Schwund. Auch die Schrägringfalten sind hier wesentlich niedriger und ihre Fortsätze haben sich verkürzt und auch etwas verbreitert. Wie bei salvator werden die Schrägringe zum Schluß steiler gestellt. Auch hier endigt eine niedrige ringförmige Erhebung den Mitteldarm. Das Enddarmrelief habe ich nicht untersucht (Fig. 42 u. 43).

47. **Varanus ocellatus** Rüpp. Ich untersuchte ein großes Tier von 161,5 cm Länge. Sein Rumpfdarm war 109 cm lang, davon kamen 35,5 cm auf den Enddarm. Der Befund im Mitteldarmanfang deckt sich fast mit dem des V. niloticus. Nach 8 cm Verlauf tritt Regelmäßigkeit ein. Auch hier ist der Schrägfaltenrand mit schmal-zungenförmigen Fortsätzen versehen, aber die Höhe der Fortsätze ist weniger beträchtlich als bei salvator und ihre Zahl viel geringer. Längsfalten fehlen, höchstens sind einzelne winzige

Höckerchen da, die auf ihr früheres Bestehen hinweisen dürften. Die bei niloticus vorhandenen zottenartigen Fortsätze, im Zwischenraum der Schrägringe und diesen parallel gestellt, fehlen ebenso. Die Höhe der Schrägringe nimmt langsam nach hinten zu ab, ebenso die Zahl der Fortsätze, aber kaum deren Höhe. Gegen Schluß werden die Schrägringe quergestellt. In den letzten 7 cm des Mitteldarmes sind die Fortsätze auf ihnen fast verschwunden. Im übrigen verweise ich auf das Übersichtsbild dieses Reliefs. Von der BAUHINschen Falte besteht nur eine Andeutung. Ein Blinddarm ist vorhanden (Fig. 40, 44 u. 45).

48. **Varanus bengalensis** Daud. MECKEL bemerkt über das Mitteldarmrelief, daß hier eine Menge „querer, das ganze Darmrohr umgebender Falten, welche mit den KERKRINGschen des Menschen, vorzüglich in ihrem ersten Entstehen, die größte Ähnlichkeit“ hätten, zu finden seien. Sie seien bis zum Grunde in eine äußerst ansehnliche Menge von zum Teil eine doppelte Reihe bildenden, wahren, spitzen Zotten ausgeschnitten, von denen sich zwischen den Falten keine Spur finde. Der von MECKEL gegebenen Beschreibung und Abbildung nach ist der Befund wohl dem von V. ocellatus am nächststehendsten.

49. **Varanus maculatus** Daud. verhält sich nach MECKEL hinsichtlich des Mitteldarmreliefs recht ähnlich. Indessen sollen die Faltenränder keine Fortsätze besitzen oder zerschlissen sein. Die Falten standen dichter als bei bengalensis und waren bei dem kleinen Tier und dem durchsichtigen Darm kaum ohne weiteres zu sehen, erst vor dunklem Grund traten sie mehr hervor.

Familie: **Tejidae.**

50. **Tupinambis teguixin** L. Im Mitteldarm findet sich ein Relief, dessen Anfang seine Ableitung von einem einfachen Faltennetz voll berechtigt erscheinen läßt. Ungemein zarte Längsfalten verlaufen regellos geschlängelt und sind in ihrer Höhe recht unbeständig. An einzelnen Orten erheben sich von ihnen sogar winzige Fortsätze. Die Falten stehen ziemlich dicht und verlaufen annähernd parallel. Das Relief beherrschen dagegen Querfalten. Sie haben mittlere Höhe, überragen die Längsfalten bei weitem, sind schmal, fortsatzlos. Oft verlaufen sie ganz gerade, oft leicht geschlängelt, oft nach hinten flach-konvex eingebuchtet. Einmal wieder stehen sie schräg im Darm. Oft beschreiben sie Ringfalten, oft nur Halb- oder Drittelringe oder noch weniger, oft auch treten zwei miteinander gleich KERKRINGschen Falten in

Verbindung. Sie erinnern uns in diesem Befund vor allem aber an die ähnlichen Reliefs aus den späteren Rumpfdarmteilen der Clupeiden, Salmoniden und anderen Malacopterygiern. Wer auf der Suche nach Spiraldarmresten außerhalb der Cyclostomen, Selachier, Ganoiden und Dipnoer etwa hier Verwandtes sehen möchte, den belehren sie durch ihre Verbindung, daß es hier sich nicht um Spiraldarmreste handeln kann. Die geschilderten Querfalten stehen etwa 4—6mal so weit voneinander wie die geschilderten Längsfalten. Ursprünglich ziehen die Längsfalten ungestört über die Ringfalten hinweg, später kommt es in den Intervallen zum Längsfaltenschwund, aber nicht an den Querfalten selbst. Dann lassen die Querfalten einzelne kurze, lappige Fortsätze vom freien Rand ausgehen; auch beginnt weiterhin ihr Verlauf immer unregelmäßiger zu werden sowohl hinsichtlich der Faltenlänge als der Faltenrichtung. Manche buchten sich analwärts weit vor, d. h. es bildet sich ein schräger Faltenring. Dann wird der Raum bis zum nächsten vollständigen Querring durch mehrminder schräge oder quere Halb-, Drittel-, Viertel- usw. Ringe ausgefüllt. Durch diese Unregelmäßigkeiten wird das Relief bald außerordentlich kompliziert und bleibt so, nur wenig niedriger werdend, bis zur Bauhinschen Klappe. Gleichzeitig werden die Querfalten viel häufiger unvollständig, viel kürzer und ihre einzelnen Stücke erscheinen oft geradezu nur noch als breite Zungenfortsätze der Schleimhaut. Hinter der ansehnlichen Enddarmfalte folgt ein weiter Enddarm mit umfangreichem fingerförmigen Coecum. Der Eingang des letzteren wird von keiner Schleimhautfalte umsäumt. End- und Blinddarm zeigen ein flaches, glattes Netzrelief ihrer Schleimhaut mit sehr engen Maschen. Vor dem letzten Enddarmdrittel steht eine hohe Ringfalte, durch die nur eine enge Öffnung führt, dicht vor dem After folgt eine zweite, die Kloake abschließende Falte (Fig. 46—49).

51. **Ameiva vulgaris** Lichtenst. Auf die niedrige Pylorusfalte folgt im Mitteldarm ein Zottenrelief. Die schmalbasigen, lang zungenförmigen Fortsätze stehen anfangs auf der Andeutung von Längsfalten quergestellt und oft deutet ihre Vierkantform an der Basis noch an, daß die Fortsätze aus Netzecken hervorgingen, oder es bestehen gar noch Netzzusammenhänge. Aber schon nach 3—4 Zottenreihen findet man alle Fortsätze in ziemlich gleichen Abständen in Längsreihen längsgestellt. Sie sind seitlich abgeplattet und an der Basis meist, wenn auch nicht immer, durch niedrige Falten verbunden. Weiterhin besteht immer eine Ver-

bindung zwischen den Fortsätzen, ja, die Fortsätze beginnen nun niedriger zu werden und verschwinden schließlich. Nur Längsfalten bleiben dann bestehen. Hinter der niedrigen Enddarmklappe, hinter der seitlich ein kleiner Blinddarm sich findet, trifft man überall auf ein einfaches, niedriges, glattrandiges Faltennetz mit länglich polygonalen oder rundlichen Maschen. Unter diesem Relief bestehen hin und wieder gröbere Längswülste. Zu Anfang des fünften Enddarmachtels steht eine zweizipfelige Ringklappe und mitten zwischen ihr und dem After eine zweite niedrigere Querfalte (Fig. 50).

Nach Meckel bildet die Dünndarmschleimhaut „viele, doch nicht dicht aneinander gedrängte, unregelmäßig stehende, weder auf Querringe noch Längenstreifen, doch eher auf letztere zurückführbare lange, zugespitzte Zotten, welche durchaus nicht untereinander zusammenhängen. Etwas dichter stehende, dreieckige, breite, mit den beiden Flächen nach oben und unten gewandte Zotten hat auch Lacerta striata Daud.“ (Ameiva-Art?). Da ich annehme, daß auch Lacerta jamaicensis Daud., die Meckel untersuchte, eine Ameive ist, lasse ich seine Angaben über dieses Tier hier folgen. „Ebenso dicht“ — wie bei Ameiva vulgaris und Lacerta striata Daud. — „zum Teil noch dichter stehende, zum Teil dreieckige, zugespitzte, zum Teil am freien Ende angeschwollene, keulenförmige Zotten, letztere in weit größerer Menge, finden sich auch bei L. jamaicensis Daud.“

Familie: **Amphisbaenidae.**

52. **Chirotes propus.** Nach Meckel hat dies Tier Zotten im Mitteldarm.

53. **Blanus cinereus** Vand. Ich untersuchte ein Tier von 17,5 cm Länge. Der Rumpfdarm war 10,5 cm lang, 2,1 cm entfielen davon auf den Enddarm. Hinter der Bauhinschen Falte steht ein kurzes seitliches Coecum. In der ersten Mitteldarmhälfte laufen parallele Längsfalten in spitzwinkligen Zickzacks dahin. Ihre Höhe ist eine mittlere, ihr freier Rand glatt. Von ihren Seitenflächen gehen selten, von ihren Winkeln häufig kurze, niedrige Schräg- und Querfalten zu den Nachbarzickzacks. In der zweiten Mitteldarmhälfte werden die Winkel rasch stumpf. Dann sind die Längsfalten geschlängelt, werden aber bald schon gerade. Am Ende fehlen Quer- und Schrägfalten fast ganz. Im Enddarm sehe ich erst gegen die Mitte hin ein niedriges, einfaches, glattrandiges Faltennetz mit Vorwalten der Längsfalten auftreten.

Anfangs ist es wohl durch starke Darmfüllung verstrichen. Gegen die Darmmitte nimmt auch die Wanddicke zu, und nun wölben sich unter dem beschriebenen Relief gröbere Längsrunzeln empor, die im letzten Darmdrittel durch zwei nacheinander folgende, von je zwei Halbringfalten gebildete, Klappen abgeschlossen werden. Im Endstück ist das feine Netz deutlicher und es treten in ihm die Querfältchen etwas mehr hervor.

54. **Amphisbaena alba** L. Mein Exemplar maß 52 cm, sein Rumpfdarm 29,2 cm, davon kamen 7,5 cm auf den mit einem ansehnlichen Coecum ausgerüsteten Enddarm. Im Mitteldarm stehen mittelhohe, parallele Längsfalten. Sie laufen zunächst zickzackförmig und im letzten Darmdrittel geschlängelt. Gleichzeitig sind sie niedriger geworden. Der Rand der Längsfalten ist glatt. Seitlich gehen, zumal an Zickzackwinkeln, manchmal aber auch sonst, viel niedrigere Quer- und Schrägfalten ab, so daß ein Bild wie bei Distira entsteht. Im Enddarm finde ich das erste Drittel und den Blinddarm prall gefüllt. In diesen Teilen finde ich nur Reste eines feinen Netzes und einige Längs- und Querrunzeln. Eine Bauhinsche Falte fehlt, aber die Mitteldarmfalten verstreichen jäh am Enddarmbeginn. Namentlich im mittleren, aber auch im letzten Enddarmdrittel finde ich viel Quer- und Schräg- und auch einige unregelmäßige Längsrunzeln. Vor der Kloake ist eine schräge Ringfalte deutlich zu erkennen.

Meckel fand bei Amphisbaenen sehr dichtstehende, zahlreiche Längsfalten, die „sehr vielfach im Zickzack gewunden“ sind. Er bildete auch das Relief von Amphisbaena alba sehr gut ab (vgl. meine Tafel 25, Fig. 51 u. 52).

55. **Lepidosternum microcephalum** Wagl. Ich untersuchte ein Tier von 34,8 cm Körperlänge. Der Rumpfdarm maß 17,2 cm, davon kamen 6,3 cm auf den Enddarm. Hinter der flachen Pylorusfalte folgt ein kaum mittelhohes, glattrandiges Faltennetz, in dem die parallelen Längsfalten höher als die anderen sind und in spitzwinkeligen Zickzacks verlaufen. Die Längsfalten behalten bei meinem Tier den ausgeprägten Zickzackverlauf bei, ja vom 5. Zentimeter abwärts werden die Winkel rasch immer spitzer. Im letzten Mitteldarmstück erst werden die Winkel wieder größer und schließlich lösen sich diese in einfache Schlängelung auf. Dicht vor dem Enddarm verschwinden aber auch die geschlängelten Längsfalten, und nur ganz niedrige Querfältchen aus dem alten Netz bleiben erhalten. Was die Quer- und Schrägfalten des Mitteldarmes anlangt, so kommen sie regelmäßig nur im 1. Zentimeter

des Darmes vor. Schon dann fehlen einzelne Schrägfalten, darauf setzt schnell ihr Schwund ein. Die Querfalten treten auch zurück, erhalten sich aber besser und besonders an den Winkeln der Zickzackfalten. Dem Enddarm fehlt ein Coecum. Im Enddarmanfang und im letzten Drittel finde ich ein niedriges, glattrandiges, einfaches Faltennetz, dessen rundlich-polygonale Maschen etwas quergestreckt sind. Die Kloake ist durch eine flache Ringfalte abgegrenzt. In ihr stehen die üblichen groben Längsfalten (Fig. 53).

56. **Trogonophis Wiegmanni** Kaup. Das untersuchte Tier maß 17,8 cm. Der Rumpfdarm war 9 cm lang, davon kamen 3 auf den Enddarm, der einen kurzen Blinddarm aufweist. Die Pylorusfalte ist niedrig. Hinter ihr beginnt ein Längsfaltenrelief mäßiger, gleich danach aber mittlerer Höhe. Es ist glattrandig. Anfangs verlaufen die Parallelfalten fast gerade, dann stark geschlängelt. Gegen den Enddarm hin nimmt die Schlängelung zugleich mit der Faltenhöhe langsam ab. Schräg- und Querfalten kommen nur in der zweiten Darmhälfte häufiger vor, sind sonst aber höchst selten und meist niedriger als die Längsfalten. Im Blinddarm und ersten Enddarmdrittel kommt ein einfaches, ziemlich großmaschiges Faltennetz mit langgestreckten Maschen vor. Im späteren, durch Inhalt sehr gedehnten Darm erkenne ich nur gegen Schluß noch einige gröbere Längsfalten.

Familie: **Lacertidae.**

57. **Lacerta ocellata** Daud. Das Tier war 46,2 cm lang, sein Rumpfdarm 24,9 cm, davon kamen 7 cm auf den Enddarm. Geschlängelte parallele Längsfalten mittlerer Höhe bilden das Mitteldarmrelief. Anfangs sieht man auf einer Strecke von 3 cm viele Schräg- und Querfalten die Längsfalten zu einem Netz mit langgestreckt rautenförmigen oder polygonalen Maschen sich vereinen, aber weiterhin treten diese niedrigen Falten immer mehr zurück. Zunächst verschwinden sie aus den Maschenräumen, dann auch von den Seitenflächen der Längsfalten. In der zweiten Mitteldarmhälfte sind fast ausschließlich Längsfalten da, deren Verlauf immer mehr der Geraden nahe kommt. Dem sehr weiten Enddarm fehlt ein Blinddarm. Ein zartes, engmaschiges Faltennetz bedeckt ihn. Seine Maschen sind leicht längs gestreckt. In der Mitte wird er von einer über 1 mm hohen Wulstfalte quer durchzogen. Der darauf folgende Abschnitt von 1,5 cm Länge besitzt unter seinem Netz noch einige grobe Längsrunzeln, die von der Querfalte ihren Ausgang nehmen. Dann verengt sich der End-

darm plötzlich in ein 8 mm langes Stück, das eine kleine Ringfalte von der Kloake trennt (Fig. 54).

58. **Lacerta viridis** Laur. Mein Tier hatte eine Länge von 27 cm, sein Rumpfdarm von 11,5 cm. 3,7 cm davon entfielen auf den Enddarm, der keinen Blinddarm besitzt. Geschlängelte parallele Längsfalten durchziehen den Mitteldarm. Ihr freier Rand ist glatt, sie stehen dicht und sind mäßig hoch und werden kaudalwärts langsam niedriger. Auch die Schlängelung nimmt später ab. Schräg- und Querfalten kommen fast nirgends außer am Darmende vor. Hinter der hohen Bauhinschen Klappe folgt ein zierliches, engmaschiges Netz mit sehr zarten etwas gekräuselten Fältchen. Seine Maschen sind im Anfang längsgezogen, später mehr der Quere nach. Außerdem bestehen unter diesem Relief eine Anzahl unregelmäßig verlaufender Längs-, Schräg- und auch die Peripherie bis zu drei Viertel umziehende Querfalten. Vor der Kloacke steht eine niedrige Ringfalte.

Nach Meckel trifft man im Mitteldarm zahlreiche, dichtstehende aber niedrige Längsfalten, auch Hoffmann erwähnt sie.

59. **Lacerta agilis** L. Rudolphi erwähnt Längsfalten im Mitteldarm.

60. **Psammodromus algirus** L. Ich untersuchte ein Tier von 22,5 cm Länge. Der Rumpfdarm maß 7 cm, davon kamen 2,7 cm auf den Enddarm. Die Pytorusfalte und die Bauhinsche sind niedrig und schmal. Ein Coecum fehlt. Im Mitteldarm zeigten sich mittelhohe, ziemlich dichtstehende parallele, geschlängelte Längsfalten. Sie werden in der zweiten Mitteldarmhälfte fast gerade. Ihr Rand ist glatt. Langsam nimmt ihre Höhe ab. Schräg- und Querfalten kommen nur vereinzelt vor. Im Enddarm sieht man ein niedriges, glattes, zartes Netz. Dicht vor der Kloake steht eine ansehnliche Ringfalte als Abschluß.

Familie: **Scincidae.**

61. **Egernia depressa.** Ich finde im Mitteldarm ziemlich niedrige, glattrandige, geschlängelte parallele Längsfalten. Sie flachen nach und nach ab und nehmen geraden Verlauf an. Schrägäste sehe ich nur im ersten Darmdrittel. Es kommt ein Enddarmcoecum vor. Das Relief des Enddarms konnte ich nicht untersuchen, es schien aber ein feines Faltennetz da zu sein.

62. **Tiliqua nigrolutea** Gray. Das Tier war 39,5 cm lang, sein Rumpfwarm 30,5 cm. Davon kamen 8,4 cm auf den Enddarm. Geschlängelte Längsfalten mäßiger Höhe durchziehen den Mittel-

darm. Sie sind parallel und nehmen später an Höhe, aber nach Zusammenlaufen benachbarter Falten auch an Zahl ab. Desgleichen tritt später die Schlängelung der Falten zurück. Quer- und Schrägfalten sind sehr selten, auch am Darmanfang. Der Enddarm besitzt zwei kugelige Blinddärmchen. Sein Relief ist ebenso wie in den Blinddärmen ein engmaschiges, glattrandiges Faltennetz mit unregelmäßig-polygonalen Maschen. Außerdem runzeln unregelmäßige Längs- und Schrägwülste die Oberfläche, zumal des mittleren Drittels, stark. $1\frac{1}{2}$ cm vor dem After steht eine Querfalte.

63. **Eumeces** spec. Die Körperlänge betrug 38,5 cm, die Rumpfdarmlänge 34,6 cm, 7,6 cm davon kamen auf den mit kurzem, rundlichem Coecum versehenen Enddarm. Den Mitteldarm durchziehen geschlängelte und gekräuselte parallele Längsfalten. An zwei durch Inhalt gedehnten Stellen finde ich Schlängelung wie Kräuselung aufgehoben. Im allgemeinen nehmen sonst Faltenhöhe, Schlängelung und Kräuselung analwärts etwa gleichzeitig ab. Im gesammten Enddarm ist ein feinmaschiges, einfaches, glattes Netz zu finden. Unter ihm ziehen einige gröbere Längs- und Schrägfalten dahin. $1\frac{1}{2}$ und $\frac{3}{4}$ cm vor dem After stehen zwei wulstige Querfalten.

64. **Scincus officinalis** Laur. Bei einer Körperlänge von 22,8 cm fand ich die Rumpfdarmlänge zu 18 cm. Davon kamen 4,7 cm auf den Enddarm. Auf die flache, schmale Pylorusfalte folgt ein Relief von parallelen, geschlängelten Längsfalten mittlerer Höhe. Anfangs sind die Längsfalten leicht gekräuselt, später werden sie niedriger und glatt, auch verlaufen sie dann gerade. Ein zartes, niedriges, einfaches Netz überzieht den Enddarm und seinen Blinddarm. Außerdem bemerkt man im mittleren Enddarm einige verstreichbare Längswülste und zu Anfang des letzten Darmdrittels und im letzteren vier mehrminder vollständige hohe Ringfalten, deren letzte, entwickelte den Abschluß gegen die Kloake bildet. Das feine Netz überzieht auch diese Falten.

65. **Chalcides ocellatus** Forsk. Mein Exemplar maß 19,5 cm insgesamt, der Rumpfdarm 12,6 cm, davon kamen 4,2 cm auf den Enddarmabschnitt, der ein 5 mm langes Coecum besaß, das durch eine schmale, mittelhohe Ringfalte vom Lumen des Enddarms getrennt wurde. Den Mitteldarm durchlaufen geschlängelte Längsfalten. Anfangs ist ihre Höhe beträchtlich und sind sie ziemlich stark gekräuselt. Von da an nimmt die Faltenhöhe ständig bis zur Bauhinschen Klappe ab und die Kräuselung verschwindet,

nicht aber die Schlängelung. Am Mitteldarmanfang sieht man vielerorts einzelne Schräg-, seltner Querfalten die parallelen Längsfalten verbinden. In den mittleren Darmpartieen finde ich das höchst selten, während es im letzten Darmdrittel wieder häufig ist. Alle Seitenfalten bleiben in der Höhe ursprünglich um mehr als die Hälfte hinter den Längsfalten zurück, am Mitteldarmende dagegen kommen diesen viele der ersteren gleich. Eine kräftige Bauhinsche Klappe führt in den Enddarm. In seinem Anfang und Coecum finde ich ein flaches Faltennetz mit langgestreckt polygonalen Maschen, das aber bald verschwunden ist. (Das spätere Darmstück war durch Inhalt stark gedehnt.) In der zweiten Enddarmhälfte verlaufen drei markante geschlängelte Längswülste. 1 cm hinter der Bauhinschen Klappe fallen sodann zwei auf gleicher Höhe stehende halbkreisförmige Querfalten auf vom Typus der Valvulae conniventes. 1 cm später steht wieder eine solche Ringfalte.

Unterordnung: **Riptoglossa.**

Familie: **Chamaeleontidae**

66. **Chamaeleon vulgaris** Daud. Das von mir untersuchte Tier war 21,2 cm lang, sein Rumpfdarm 11,3 cm, davon entfielen 3,7 cm auf den Enddarm, der ein dickes Coecum besitzt. Das Mitteldarmrelief ist ein modifiziertes Faltennetz. Anfangs sieht man in ziemlich kleinen Abständen oft fast gerade, niedrige, glattrandige parallele Längsfalten dahinziehen. Oft sind sie gewunden, wohl auch streckenweise unterbrochen. Viel mehr ins Auge fallen geschlängelt verlaufende, weiter von einander stehende Quer- und auch Schrägfalten. Ihr freier Rand ist anfangs häufig ganz leicht gekräuselt und entsendet oft, wenn auch keineswegs regelmäßig, mehr minder schmale, zungenförmige Fortsätze. Die meist beträchtliche Faltenhöhe ist nun nicht im ganzen Querverlauf die gleiche, sondern man sieht meist eine Strecke der Falte bedeutend erniedrigt oder ganz geschwunden. An einzelnen Orten des ersten Mitteldarmdrittels ist dieser Faltenschwund verschieden weit durchgeführt, oft so beträchtlich, daß die Falten bis auf einzelne, mehrminder breitbasige Fortsätze, die kaum oder gar nicht mehr mit benachbarten in Verbindung stehen, geschwunden sind, während daneben womöglich noch größere Faltenverbände stehen bleiben. In der zweiten Mitteldarmhälfte werden die Querfalten niedriger und im ganzen vollständiger, verlieren aber ihre Fortsätze fast ganz. Mit zunehmender Vervollständigung des Netzes

strecken sich seine Maschen mehr in die Länge und bald gewinnen in ihnen leicht zickzack-gewundene Längsfalten die Oberhand. Hinter der ansehnlichen BAUHINschen Klappe trifft man im Enddarm ein engmaschiges, niedriges, glattrandiges Netz, das seine Maschen kurz vor der Kloake erweitert. Sonst finde ich unter ihm nur einzelne Längs-, Schräg- und Querrunzeln geringer Länge liegen. Eine Falte trennt die Kloake ab (Fig. 55, 56).

CUVIER fand keine Enddarmklappe. Er beschreibt im Mitteldarm wellenförmige Längsfalten mit freiem gezackten Rande, die gegen den Mastdarm allmählich schmäler werden und in einiger Entfernung vor ihm verschwinden. Gegen diese Darstellung, die meines Erachtens das erste Mitteldarmstück einfach nicht berücksichtigt hat, wendet sich MECKEL. Er hebt den Netzbau der Schleimhaut als gerade hier besonders deutlich mit Recht hervor. „Ansehnlich hohe, quere und Längenfalten, welche sich unter ziemlich rechten Winkeln verbinden und beträchtlich dicht stehen, schließen ziemlich regelmäßige, ansehnlich große viereckige Räume ein. welche nicht, wie bei den erwähnten Schlangen und Schildkröten, wieder durch kleinere abgeteilt werden, sondern völlig einfach sind. Die größten, aber in demselben Verhältnis niedrigsten Zellen nehmen den freien Teil des Umfanges des Darmkanals ein.“ Ich selbst habe an zwei weiteren Därmen meinen Befund und die Angaben der genannten Autoren nachgeprüft. Meine Ansicht über die flüchtigen Angaben CUVIERS brachte ich schon zum Ausdruck. MECKELS Befund erhob auch ich annähernd bei meinen zwei Exemplaren, nur daß ich auch bei ihnen immer die Neigung zur Fortsatzbildung auf Querfalten im ersten Darmdrittel sah. Bei beiden Tieren war der Zerfallsprozeß der Falten aber keineswegs soweit gediehen wie bei dem zuerst untersuchten. Jedenfalls ist eine größere Variationsbreite für dies Relief sicher festgestellt. STANNIUS erwähnt auf den Falten von Chamaeleon vulgaris blattartige Zotten. MILNE EDWARDS hebt hervor, daß der freie Faltenrand oft unterbrochen sei.

67. **Chamaeleon pumilus** Daud. Nach MECKEL finden sich hier wirklich nur wenige, dünne und ziemlich hohe Längsfalten im Mitteldarm.

Unterordnung: **Ophidia.**

Familie: **Typhlopidae.**

68. **Typhlops lineatus.** Der Darm dieses Tieres maß 9 cm vom Pylorus bis zum After. Die Pylorusfalte ist kaum ange-

deutet. Im Mitteldarmanfang findet man hohe, zungenförmige, gleichmäßig gestaltete und quer gestellte Zotten. Falten fehlen zwischen ihnen meist, wo sie aber bestehen, sieht man sie als ganz niedrige Leistchen besonders von den Ecken der Zottenbasis zu rückwärtigen Zotten, also der Länge nach, dahinziehen. Aber auch Querleisten zu Nachbarzotten kommen vor. Nach 1 cm Darmverlauf tritt das Vorkommen von Faltenverbindungen häufiger auf, ja die Gestalt der Zotte selbst wird unter diesem Einfluß geändert, sie wird kantig, und zwar drei- und vierkantig je nach der Zahl der abgehenden Falten. Etwa $2^1/_2$ bis 3 cm nach Darmanfang erkennt man, daß die Höhe der Verbindungsfalten zugenommen hat und die Zottenbasis immer kantiger wird. Darauf folgt rasch eine Verbindung aller alternierenden Zotten zu Zickzack verlaufenden Bändern, aus denen die Zotten nur noch als Fortsätze aufragen. Alle Fortsätze werden jetzt rasch mit der Basis längsgestellt. Indem dann die Fortsätze eine breitere Basis bekommen, näher zusammenrücken und zugleich abflachen, entstehen schließlich erst geschlängelte, dann gewellte, zuletzt gerade Längsfalten, zwischen denen Querverbindungen recht selten sind. Der Enddarm des Tieres ging mir leider während des Krieges verloren (Fig. 57 u. 58).

69. **Typhlops crocotatus** hat nach MECKEL „sehr dicht gedrängte, platte, breite, grobe Zotten, welche so auf dem Umfang der inneren Haut aufsitzen, daß ihre beiden Flächen nach oben und unten gewandt sind, so daß sie also nicht in der gewöhnlichen Richtung der Falten verlaufen.“ MECKEL bildet die Zotten auch ab.

70. **Typhlops septemstriatus** hat nach MECKEL sehr seltene und niedrige Längsfalten.

71. **Typhlops oxyrhynchus.** MECKEL beschreibt dichtgedrängte, querstehende, dünne, blattartige Zotten. Sie nehmen die vordere Mitteldarmhälfte ein und gehen allmählich in starke Längsfalten über, die bis zum Dickdarm reichen. „Auch dieser ist, wie der Blinddarm, stark der Länge nach gefaltet.“

Familie: **Boidae.**

72. **Boa constrictor** L. Das Tier hatte 174 cm Länge, sein Rumpfdarm 176 cm. Davon kamen 54 cm auf den Enddarm. An die mächtige Pylorusklappe setzt außen das Mitteldarmrelief an. Es hat ein Faltennetz mit geschlängelten Längs- und geschlängelten Querfalten zur Grundlage. In ihm überwiegen in den ersten $1^1/_2$ cm die niedrigen Längsfalten und die Querfalten

treten an Höhe und Zahl gegen sie zurück. Hier sind die Längsfalten noch fast gerade und lassen keine Fortsätze aus ihrem Rande emporragen. Dann aber wird die Schlängelung allgemein, und zwar ist es so, daß nun die Längsfalten bis zum Verschwinden fast erniedrigt werden oder ganz schwinden, die Querfalten dagegen bilden sich teilweise zu breitzungenförmigen, mäßig hohen Fortsätzen um, die dann mit den Nachbarn durch ein niedriges Zwischenfältchen verbunden sind. 15 cm später etwa ist die Faltenschlängelung geringer geworden und die Längsfalten sind vielleicht noch niedriger als früher, ebenso die zungenförmig erhöhten Teile der Querfalten. Dies Verhalten ändert sich weiterhin in dem Sinn, daß die Basis der Zungenfortsätze sich nach und nach auf die Hälfte verkürzt. Etwa 40 cm hinter der Pylorusfalte haben die auf Querfaltenbasis sich erhebenden Zungenfortsätze eine schmale Basis und sind weit über doppelt so hoch wie an der vorigen Stelle; das Faltenstück zwischen diesen zungenförmigen Zotten ist meist geschwunden, wenigstens aber das der Längsfalten. Im weiteren Verlauf läßt die Höhe der Zotten nach und die verbindenden Netzteile treten wieder deutlich zutage, und zwar zuerst die geschlängelten Querfalten. Etwa 80 cm hinter dem Darmanfang sind die Fortsätze fast verschwunden und die Querfalten beherrschen das Bild. Schon 6—8 cm später ist ein gleichmäßiges Netz mit rundlichen Maschen da. Die Netzfalten werden nun immer flacher und etwa von Zentimeter 104 an zeichnen sich infolge geringeren Abflachens die Längsfalten gegenüber den Querfalten durch größere Höhe aus. Nach 12—14 weiteren Zentimetern sieht man von Querfalten überhaupt nichts mehr, nur Längsfalten bestehen noch bis zur Bauhinschen Falte. Hinter ihr liegt seitlich ein 4 cm langes konisches Coecum, dem Mitteldarmende eng angeschlossen. Eine umrandende Falte vermisse ich an seinem Eingang. Sein Schleimhautrelief ist glatt. Ein unregelmäßiges, einfaches, ganz niedriges Netz aus glattrandigen Falten mit meist langgestreckten Maschen zeigt der Enddarm. Unter diesem Relief treten stellenweise ephemere Längsfalten hervor. Ich erwähne noch eine 17 cm hinter der Bauhinschen Klappe liegende Muskeleinschnürung. Vermutlich war sie aber keine Dauereinrichtung, sondern bezeichnete ein Zustandsbild (Tafel 26, Fig. 59—63).

Meckel bildet Zotten von Boa constrictor ab.

73. **Eunectes notacus.** Bei einer Körperlänge von 204 cm fand ich den Rumpfdarm 182 cm lang, 28 cm davon beansprucht

der Enddarmabschnitt. Eine niedrige Pylorusfalte, die sehr zart ist, schließt den Kopfdarm vom Rumpfdarm ab. Der Mitteldarm beginnt ziemlich weit und verringert seinen Umfang bis zum Enddarmbeginn auf etwa die Hälfte. Die Wandstärke ist eine mittlere. Das Schleimhautrelief beginnt bei meinem Tier recht niedrig und unvollständig. Es ist ein unregelmäßiges Netzwerk, in dem die Längsfalten sogleich sich in Zickzacks zu legen beginnen und eine ansehnliche Höhe behalten, während die Querverbindungen hier und da zurücktreten oder örtlich ganz fehlen. An den letztgenannten Stellen begegnet man schon wenige Zentimeter hinter dem Pylorus an Netzecken breitbasigen und flachen, rundenden Fortsatzbildungen. Sie sind bald kreuzförmig gestellt, bald mehr oder weniger nur von einer der kreuzenden Falten ausgehend. Hin und wieder sieht man auch bei unvollständigem Netz, also bei bestehenden Zickzackfalten, an einem Knick der Längsfalten einen solchen Fortsatz, der oft schmal zungenförmig und von größerer Höhe sein kann. Die Höhe des Reliefs wird allmählich geringer, die Querverbindungen werden seltener und schwinden dann gänzlich. Auch die Zickzackwindungen der Längsfalten nehmen sehr ab. Es bestehen geschlängelte Falten, aus deren Rand oft noch weit häufiger als in der vorderen Mitteldarmhälfte lappige Fortsätze wechselnder Form sich erheben, die oft ziemlich dicht aufeinander folgen und auch nicht bloß auf die Knicke der Falten beschränkt bleiben, wenngleich hier die höchsten Erhebungen zu finden sind. Aber hiermit ist die Reliefbeschreibung des Mitteldarmes nicht beendet. Charakteristisch sind vielmehr für Eunectes eine Art Kerkringscher Falten, die unter dem eben beschriebenen Relief in Abständen von 1—2 mm bis zur Höhe von 1 mm sich erheben. 1 cm hinter dem Pylorus fand ich die erste. Der Verlauf dieser Falten ist nicht rein quer, sondern oft leicht geschwungen und gebuchtet. Auf diese Art treten oft auch Nachbarfalten miteinander in Verbindung. Das so entstandene Bild ist unregelmäßig, zumal innerhalb der ersten 15 cm des Mitteldarmes, wo der Faltenabstand sich bis über 5 mm dehnen kann. Der Darm meines mit Alkohol fixierten Tieres war stellenweise mit Nahrung gefüllt gewesen. An solchen Stellen waren durch die Darmstreckung die Kerkringschen Falten oft auf Strecken von einigen Zentimetern ganz verstrichen. An darauffolgenden nicht gedehnten Stellen traten sie um so mehr wieder hervor. Ich fand diese Querwülste bis zur Bauhinschen Klappe, wenn auch zuletzt ihre Höhe meist geringer geworden war und ihre Häufig-

keit nachgelassen hatte. Das eigentliche Darmrelief wird durch diese Falten, wie erwähnt, nicht weiter beeinflußt. Das Enddarmrelief war im Schlußstück durch starke Dehnung verschwunden, im Anfang leider auch stark mitgenommen. Es besteht hier ein flaches, glattrandiges Faltennetz mit stark quergezogenen Maschen. Auch einige gröbere Querwülste sah ich. Die Nachuntersuchung der Enddarmreliefs wäre erwünscht (Tafel 27, Fig. 64—67).

74. **Phyton Sebae** Gmel. Das Mitteldarmrelief wird von einem niedrigen Faltennetz mit ziemlich großen rundlich-polygonalen Maschen gebildet. Aus seinen Faltenecken ragen anfangs schmalbasige, bis zu 4 mm hohe, zungenförmige Fortsätze empor, vorzugsweise aus den Querfalten. Nach kurzer Zeit schon sieht man die Fortsätze niedriger und breitbasiger werden und an vielen Stellen werden die Netzfalten, und zwar besonders die geschlängelten Querfalten etwas höher. Während die bezeichnete Umformung der Fortsätze analwärts immer weiter fortschreitet, hält die Höhenzunahme der Netzfalten, die erwähnt wurde, nicht lange an. Die Falten werden vielmehr niedriger und niedriger und verschwinden schließlich, so daß zottenartige Lappen allein übrig bleiben, von deren Basis nur ganz kurze, rasch verstreichende Fältchen im Sinne des alten Netzes Ausgang nehmen. Den Enddarm konnte ich nicht untersuchen (Fig. 68—70).

Bei HOFFMANN im Bronn finden wir über das Mitteldarmrelief von Python bemerkt, daß von ihm anfangs so dichtstehende und große blattförmige Läppchen ausgingen, daß der Grund des Reliefs nicht zum Vorschein komme, wenn man nicht Fortsätze abrisse. Erst dann findet man ein Netz, „dessen Maschen aber kaum so groß sind als der Umfang eines Hirsekornes. Weiter nach hinten werden die Maschen größer und zugleich die Fransenläppchen schmaler und weniger dichtstehend, so daß die Maschen ins Auge fallen, und indem diese immer an Weite zunehmen, erleiden die Läppchen noch bedeutende Veränderungen.“ Es werden vier Formen von Fortsätzen unterschieden. Im Mitteldarmanfang trifft man Fortsätze, die an der Basis schmaler und gegen das Ende breiter sind. Sie sind dünn und haben hier und da teils ausgerandete, teils ausgeschnittene Ränder; alle sind krausgerollt. Eine zweite Sorte ist etwas länger, aber dünner. Sie sind schmal und tief vom Rande her eingeschnitten und leicht eingerollt. Sie stehen nicht so dicht und zwischen ihnen durch erkennt man das Grundnetz. Eine dritte Sorte ist sehr viel länger und sehr schmal, fast wie ein Zwirnsfaden, die vierte endlich hat eine breitere

Basis und ist teils lanzett-, teils zungenförmig. Sie stehen immer auf Netzecken. Die Enddarmschleimhaut ist glatt und weist nur kleine unregelmäßige Runzeln auf. Vor der Kloake steht eine Klappe.

Familie: Ilysiidae.

75. **Cylindrophis rufus** Laur. Das Tier war 68,5 cm, sein Rumpfdarm 47,5 cm lang, 7,5 cm entfielen auf den Enddarm davon. Im Mitteldarm findet sich ein einfaches, mittelhohes Faltennetz mit rautenförmigen Maschen. Die Faltenrichtung wechselt anfangs sehr, wird aber schon vor Mitteldarmmitte regelmäßig. Es treten dann die Längsfalten mehr hervor, die Querverbindungen flachen ab und schwinden gegen das zweite Darmdrittel fast restlos. Zuletzt findet man flache Längsfalten allein. Hinter einer zarten Bauhinschen Klappe folgt der Enddarm, der auf einer Seite einen konischen, kurzen, dem Mitteldarmende dicht anliegenden Blinddarm besitzt. In letzterem bildet die Schleimhaut ein niedriges, sehr zartes, glattrandiges Netzwerk. Der Enddarm hat zwei Abteilungen. Die erste ist 2,5 cm lang und hat das gleiche Relief wie der Blinddarm. Aber es treten unter dem feinen Netz hier 4—5 gröbere Längswülste auf. Dieser erste Enddarmabschnitt ist fast doppelt so weit wie das Mitteldarmende und viel dickwandiger. Das 5 cm lange Endstück des Enddarmes, der Kloakenteil, ist durch eine niedrige Klappe vom vorigen getrennt. Einzelne Längsrunzeln durchziehen seine Schleimhaut. Seine Wand ist wenig dünner als im ersten Abschnitt, sein Lumen noch größer. Feinere Reliefteile vermißte ich in ihm.

76. **Cylindrophis melanotus.** Im Mitteldarm besteht ein einfaches unregelmäßiges Faltennetz mit glatten Rändern. Man findet meist rautenförmige Maschen, die von hohen Falten umrandet sind. Gegen Mitteldarmende nimmt die Faltenhöhe ab. Auch im Enddarm findet sich ein ganz flaches einfaches Netz (Tafel 28, Fig. 71).

Familie: Colubridae.

77. **Tropidonotus tesselatus** Laur. Ein Tier von 54,5 cm Länge hatte einen 32,2 cm langen Rumpfdarm. Die Enddarmlänge betrug 6.4 cm. Auf die schmale, zierliche Pylorusfalte folgt im Mitteldarmanfang ein Relief, das zunächst aus einigermaßen geraden Längsfalten gebildet wird, die durch quere und schräge Äste sich zu einem zarten Netz verbinden. Aber schon nach ganz wenigen Falten nimmt die Höhe der Längsfalten zu und diese

legen sich in parallele Zickzackfalten mit stumpfen Winkeln von etwa 140°. Von ihnen aus gehen an vielen Stellen zu einem benachbarten Faltenwinkel oder einer Faltenstrecke quere, auch wohl schräge Falten. Alle sind glattrandig. Aber schon 3,5 cm hinter dem Pylorus sind die Zickzacks sehr flach geworden und 1 cm später finde ich sie schon fast völlig verschwunden. Quer- und Schrägfalten fehlen hier. $^1/_2$ cm vor der BAUHINschen Klappe, die zart, aber ziemlich hoch ist, verstreichen auch die Längsfalten. Im Enddarm scheint kein konstantes Relief zu bestehen. Ich sah an meinem gedehnten Präparat einige eben kenntliche, unregelmäßige Längsfalten und hin und wieder sehr dichtstehende, niedrige Querrunzelchen. Eine hohe halbkreisförmige Falte liegt 2 mm hinter der BAUHINschen Klappe und ist dieser parallel gestellt. 5 mm hinter ihr steht eine schräg nach abwärts gehende Falte ähnlicher Art, derem Unterende sich eine vollständige, quere Ringfalte anschließt. 16 mm dahinter beginnt nach einer weiteren, fast vollständigen Ringfalte die Kloake. In ihr habe ich keine Falten gesehen.

78. **Tropidonotus natrix** L. zeigt geschlängelte, annähernd parallele Längsfalten im Mitteldarm. Sie sind von mittlerer Höhe, anfangs überall leicht gekräuselt und mit ganz niedrigen Fortsätzen versehen. Einzelne zarte Quer- und Schrägfalten verbinden sie miteinander. Schon nach ganz kurzer Zeit ist die Kräuselung und der gewundene Verlauf der Längsfalten restlos verschwunden, ebenso fehlen alle Fortsatzbildungen, Verbindungen der Falten untereinander werden noch seltener. Eine eigentliche BAUHINsche Klappe finde ich nicht. Doch sind alle Längsfalten unter sich in gleicher Höhe durch niedrige Fältchen verbunden. Im Enddarm besteht ein unregelmäßiges einfaches Netz, in dem einige Längsfalten hoch aufragen. Bald werden in ihm auch einige Schrägfalten höher und danach treten dichtstehende Querfältchen in den Vordergrund. Ihre Länge wechselt, ihre Höhe nimmt analwärts zu. In einem 11,8 cm langen Enddarm begann die Erhöhung der Schrägfalten nach $^3/_4$ cm. Die Querfältchen treten 3,5 cm nach dem Enddarmanfang auf. Nach 4,2 cm sieht man eine halbkreisförmige Falte von über 1 mm Höhe quer dahinziehen. Es folgen in verschiedenem Abstand mindestens 6—8 solcher Gebilde. Dann finde ich eine glatte Schleimhaut und erst dicht vor dem After wieder einen Haufen runzlicher Erhebungen (Fig. 72—75).

CUVIER bezeichnet das Verhältnis der Enddarmlänge zu

der des Mitteldarms als 1 : 11. Meckrl schreibt: „Ansehnlich breite, longitudinale, dünne Falten von verschiedener Höhe, so daß höhere und niedrigere ziemlich regelmäßig wechseln, finde ich auch im dünnen Darm von . . . Coluber natrix.“

79. **Zamenis gemonensis var. viridiflavus** Wagl. Das untersuchte Tier war 78 cm lang. Den Mitteldarm durchziehen ziemlich dichtstehende Längsfalten von welligem Verlauf. Sie sind von ansehnlicher Höhe und haben einen leicht gekräuselten freien Rand. Eigentliche Querfalten fehlen. An der Stelle, wo ich den Enddarmanfang suchte, war der Darm durch Inhalt so gedehnt, daß das Längsfaltenrelief fast plötzlich verstrichen war und auf eine Strecke von 1 cm außer kümmerlichen Resten von 3—4 unvollständigen Querfalten nichts zu erkennen war. In den darauf folgenden 2 cm war der Darm zwar nicht gedehnt, aber das Relief schwer zu erkennen. Wieder kamen Längsfalten in geringer Zahl, die bald geschlängelt verliefen. Unregelmäßige Querfalten liefen hier zu den Nachbarn und hatten beträchtliche Höhe. Unmittelbar danach sah man über 1 mm hohe Querfalten in Abständen von $1^1/_2$—4 mm dahinziehen. Die Längsfalten waren nur auf ihnen noch erhalten. Schließlich schwanden auch die Querfalten und in dem Endstück bestand zunächst ein grobmaschiges Netz, dessen Falten analwärts alle bis auf die Längsfalten schwanden (Fig. 76 u. 77).

80. **Zamenis constrictor** L. (? Coluber strictor). Meckel gibt an, die Darmschleimhaut bilde bloß rautenförmige Maschen, die etwas längsgestreckt seien. Die sie umrandenden Falten seien anfangs von beträchtlicher Höhe, später aber niedrig. Überall sei der Netzcharakter gewahrt, nirgends kämen selbständige Längsfalten vor.

81. **Coluber quattuorlineatus** Lac. Die Körperlänge betrug 150 cm, die Rumpfdarmlänge 74, davon kamen 20,7 cm auf den Enddarm. Die Pylorusklappe ist kräftig. Im Mitteldarmanfang sieht man etwa 25—30 geschlängelte parallele Längsfalten. Sie sind schmal, glattrandig und mäßig hoch. Hin und wieder gehen ganz niedrige Querfalten von ihnen aus, so z. B. in der Umgebung der ansehnlichen Mündungspapille der Leberausführwege. Später nimmt die Schlängelung der Längsfalten etwas ab, schwindet aber nicht. Die Enddarmfalte ist ansehnlich. Ein Blinddarm fehlt, wenn man nicht eine seitliche Bucht als Andeutung einer solchen ansehen will. Ein konstantes Enddarmrelief scheint zu fehlen. An kontrahierten Stellen sah

ich dichtstehende niedrige Querfältchen und einzelne Längsfältchen. Erst in der Kloake treten grobe Längsfalten hervor.

82. **Coluber natalensis.** Auch hier finde ich parallele, geschlängelte Längsfalten im Mitteldarm, von denen von Zeit zu Zeit kurze, niedrige Querfalten abgehen. Die anfangs starke Schlängelung nimmt gleich der Faltenhöhe analwärts ab. Zum Schluß sind die Längsfalten gerade und die Querfaltenzahl hat zugenommen. Längs- und Querfalten haben gleiche Höhe. Hinter der Bauhinschen Klappe liegt ein kurzer Blinddarm versteckt. Im Enddarm verbinden sich unregelmäßige Längsfalten mittlerer Höhe durch Schrägäste miteinander. Dies System wird gekreuzt von dichtstehenden, niedrigen Querfältchen. An einer gefüllten Enddarmstrecke waren die Längsfalten niedrig und spärlich geworden, die Querfalten restlos verstrichen. Später scheinen noch einige unvollständige quere Ringfalten von der Art Kerkringscher Falten vorzukommen. Mein einziges Präparat bot mir keine klaren Einblicke.

83. **Coronella austriaca** Laur. Bei einem Exemplar von 58,5 cm Länge war der fast gerade Rumpfdarm 18,7 cm lang. 6,7 cm entfielen davon auf den Enddarm, der wohl durch Reliefwechsel, durch rasche Abnahme der Wanddicke, nicht aber durch eine Bauhinsche Falte zu erkennen ist. Dichtstehende, schmale, hohe, geschlängelt verlaufende Längsfalten findet man unmittelbar hinter der zarten Pylorusfalte. An Höhe etwas abnehmend und in der Stärke der Schlängelung etwas zurückgehend ziehen sie bis zum Enddarm, wo sie plötzlich verschwinden. Querverbindungen sind zwischen den Längsfalten höchst selten. Ein zweites, größeres Tier zeigte eine deutliche Bauhinsche Falte. In dem nun folgenden Enddarm findet man zunächst ein einfaches Netz. Seine Längsfalten werden rasch höher und breiter, ebenso die Querfalten. Gleich danach setzt ein aus mehreren halbkreisförmigen Falten, dicht aufeinander folgend, gebildeter Trichter ein. Seine weit ins Lumen vorspringenden Falten sind so gestellt, daß der Eingang in den Trichterapparat auf der einen Darmseite liegt, der Ausgang auf der anderen. Der Verlauf des Trichterlumens beschreibt eine Halbspirale. Einige halbringförmige Querfalten folgen noch im kurzen Endstück des Darmes.

84. **Coelopeltis lacertina.** Ich untersuchte ein sehr altes Spirituspräparat. Hinter der sehr niedrigen Pylorusfalte sieht man im ganzen Mitteldarm ein Relief, das aus schmalen, niedrigen, parallelen Längsfalten gebildet wird. Ihr Rand zeigt anfangs

einige kurze, lappenartige Fortsätze und ist später glatt. Leichte Schlängelung der Falten verschwindet schnell.

MECKEL untersuchte Coluber fuscus, was ich für dasselbe Tier ansehe. Im Darmanfang beschreibt er dichtstehende, zickzackförmige Längsfalten, „welche durch niedrigere, schiefe, zum Teil quere, so verbunden werden, daß dadurch im Grunde der Falten ein netzförmiger Bau entsteht. Dieser besteht auch durch die ganze Länge des dünnen Darmes, nur werden nach hinten die Falten durchaus niedriger und verschwinden in einem Teile des Umfanges des Darmkanals, indem sich allmählich ansehnliche, an Zahl und Größe zunehmende viel größere Längenrunzeln entwickeln, auf welche die Fältchen und Zellen der inneren Darmhaut verschwinden, so daß diese nur die zwischen diesen Runzeln befindlichen Vertiefungen einnehmen. Hier herrscht daher doch noch die Bildung der Längenfalten der Zellenbildung vor.“

85. **Hydrus platurus** L. Die Körperlänge betrug 74 cm, die Rumpfdarmlänge 56 cm, davon kamen 16,5 cm auf den Enddarm. Nach wenigen, von niedrigen Falten umschlossenen, Netzmaschen sieht man zickzackförmige parallele Längsfalten vorherrschen. Es sind 8—9 solcher Falten da. Von ihren Knickstellen sowohl wie von einzelnen dazwischen gelegenen Längsfaltenstrecken gehen quere und schräge Verbindungsfalten zu den Nachbarfalten. 5 cm weiter kaudalwärts sind die erst spitzen Zickzackwinkel der Längsfalten schon stumpf und die Quer- und Schrägfalten seltener geworden. Nach weiteren 5 cm sind die Winkel verschwunden. Die Längsfalten verlaufen geschlängelt, um sich dann weiterhin in gerade zu verwandeln. Zuletzt fehlen Verbindungsfalten. Es besteht eine derbe Trichterklappe vor dem Enddarm, der einen kurzen, konischen Blinddarm von 0,5 cm Länge besitzt. 1 und $1^1/_2$ cm hinter dem Enddarmanfang tritt je ein 1 mm breiter Ringwulst auf und $2^1/_2$ cm hinter dem letzten von ihnen steht noch ein dritter. Das übrige Relief des sehr dünnwandigen und weiten Enddarmes besteht aus niedrigen, zarten Längsfalten, die bisweilen schräg und quer verbunden sind.

86. **Distira cyanocincta** Daud. Der Körper war 66 cm lang, der Rumpfdarm 76,5 cm, davon entfielen 7 cm auf den Enddarm. Ein glattrandiges Netzrelief mit polygonalen Maschen trifft man im Mitteldarmanfang. Es ist von mäßiger Höhe. Nach etwa vier Maschenreihen sieht man dann Ordnung in das bis dahin ziemlich unregelmäßige Netz einziehen. Regelmäßige, der Länge nach verlaufende Zickzackfalten treten am meisten hervor. Die

Winkel betragen etwa 75°, an gedehnten Stellen mehr, an zusammengezogenen weniger. Besonders von den Knickstellen aus gehen gelegentlich zu benachbarten Knicks oder auch zu benachbarten Faltenstrecken seitliche, und nach vorn oder hinten gerichtete Falten aus, die niedriger als die Längsfalten zu sein pflegen. Schon nach 6—7 cm werden die Winkel der Zickzackfalten stumpfer und nach 8—9 cm entsteht ein welliger Längsfaltenverlauf an Stelle der Zickzacks. Die Wellen werden flacher und flacher und schließlich laufen die Falten gerade dahin. Schon die letzten Zickzacks ließen viel weniger Seitenfältchen von sich ausgehen. Während der geraden Verlaufsstrecke der Längsfalten sieht man keine Seitenfalten mehr. Hinter der BAUHINschen Falte sitzt kein Blinddarm. Das Relief des gedehnten Enddarmes besteht aus einigen niedrigen Querfalten verschiedener Länge. Auch sind die Falten oft unterbrochen. Einige unregelmäßige Seitenfalten gehen von ihnen aus. Nach etwa 3,5 cm machen diese Netzreste einem neuen Abschnitt Platz. Auf einige dichter stehende Quer- und Längsrunzeln folgen in Abständen von 2—4 mm über 1 mm hohe Querfalten, die von feinen Längs- und Querfältchen überzogen werden, die ich hier immer besser entwickelt fand als im Zwischenraum zwischen zwei Falten. Kurz vor dem After treten die hohen Querfalten zurück (Fig. 78—80).

87. **Naja vera.** Im Mitteldarm finde ich ein Netzwerk mittlerer Höhe mit langgestreckten, rautenförmigen, auch polygonalen und rundlichen Maschen. Alle Falten sind von gleicher Höhe und glattrandig. Im Enddarm ist ein unregelmäßiges Netz verbreitet, in dem meist dichtgestellte niedrige Querfalten vorwalten. Außerdem sah ich an meinem schlecht erhaltenem Präparat etwa sechs ansehnliche Ringfalten von der Art der KERKRINGschen (Fig. 81).

MECKEL findet im Mitteldarm von Vipera Naja rautenförmige Zellen, deren Wände überall dieselbe Höhe haben, und die von oben nach unten, von einer Seite zur anderen ineinander übergehen.

Familie: **Viperidae.**

88. **Vipera berus L.** Die Pylorusfalte ist sehr zart. Der Mitteldarmanfang viel weiter als der Pylorus. Seine Wände sind mäßig dick. Das Relief besteht aus zunächst unregelmäßig geschlängelten Längsfalten, die sogar einige Maschen bilden. Dann findet man fast lauter parallel und höher gewordene mittelhohe, geschlängelte Längszüge, die höchst selten Seitenäste besitzen.

Oft ist der freie Faltenrand gekräuselt, besitzt aber keine Fortsätze. Allmählich strecken sich die Längsfalten und sind am Mitteldarmende gerade. Eine BAUHINsche Falte fehlt. Niedrige Querverbindungen ziehen plötzlich von Falte zu Falte und ersetzen sie. Ein Blinddarm fehlt. Im Enddarm besteht ein Netz mit ziemlich hohen, leicht geschwungenen Längsfalten in wechselnden Abständen und viel niedrigeren geraden Quer- und Schrägfalten. Ein zweites Tier zeigte im Enddarm sehr unregelmäßige Zustände in Faltenhöhe, Dichte und Richtung. Nach 1,7 cm Verlauf taucht plötzlich eine hohe Ringfalte auf, 3 mm später eine zweite, etwas später die Reste von drei weiteren und 2 mm danach eine sechste Ringfalte. Das feine oben beschriebene Relief überzieht diese Ringfalten und die Zwischenräume zwischen ihnen. Stellenweise kommt es zum Schwund, doch nie auf den Ringfalten (Fig. 82).

RUDOLPHI fand krause oder selbst wieder stark gefaltete Längsfalten im Mitteldarm. Sie stehen dicht und anastomosieren an der Basis überall, „wodurch für das Auge ein schöner zelliger Bau entspringt". MECKEL bestätigte diese Angaben nicht. Er fand nur stark gekräuselte Längsfalten.

89. **Cerastes cornutus** Forsk. Mein Tier mißt 41,3 cm. Sein Rumpfdarm 18,2 cm. 7,2 cm davon kommen auf den Enddarm. An die zarte Pylorusfalte schließen sich zunächst unregelmäßig verlaufende Längsfalten (Fig. 83). Bald verbinden sie sich untereinander, bald wieder sind sie ein Stück parallel. Ihre Höhe ist kaum eine mittlere. Ihr Verlauf ist oft wellig, ihr freier Rand mit einigen lappenartigen kurzen Fortsätzen versehen. An ihren Seitenflächen sieht man oft ganz niedrige Querfältchen abgehen, die aber nie die Nachbarfalte erreichen. Bald wächst die Faltenhöhe und die Längsfalten verlaufen zunächst in ziemlich regelmäßigen, stumpfwinkligen, etwas später in unregelmäßigen spitzwinkligen Zickzacks. Durch schräge und quere Äste kommen im unregelmäßigen Verlaufsteil öfter Maschen zustande, später dagegen kaum mehr oder in anderer Art. Während oben die Schräg- und Querfalten etwa gleiche Höhe mit den Längsfalten haben, tritt später die Höhe dieser Falten gegen die der Längsfalten außerordentlich zurück. Dagegen nimmt die Zahl der Verbindungsfalten langsam und stetig zu, während wieder die Zahl der Längsfalten sich durch Auskeilen vermindert hat. Gegen die Mitteldarmmitte hin schon sieht man die Längsfalten wieder mehr der Geraden zustreben. Doch wird dies Ziel nie ganz erreicht. Der mittelhohen BAUHINschen Falte folgt im Enddarm

ein Netzrelief, dessen ziemlich weit auseinander stehende parallele Längsfalten ansehnlich gekräuselt sind. Ihr Rand trägt kurze, breite Fortsätze. Sie überragen die Quer- und Schrägfalten an an Höhe bei weitem. Letztere sind glattrandig und vereinen sich auch zuweilen untereinander. Sie stehen dicht aufeinander. Bald sieht man noch zwei quere Ringwülste in etwa 4 mm Abstand unter diesem Relief auftauchen. Sie erinnern an KERKRINGsche Falten. Das letzte Enddarmstück habe ich nicht untersuchen können.

90. **Crotalus spec.** Im Mitteldarmanfang finde ich niedrige, fast gerade, schmale Längsfalten. Sie stehen ziemlich dicht und aus ihrem freien Rande ragen einzelne breite, kurze Fortsätze empor. Bei näherer Betrachtung sieht man außer den Längsfalten aber noch ein viel niedrigeres, unregelmäßigeres System von Quer- und Schrägfalten, die an den Längsfaltenflächen sich fast bis zum freien Rand emporziehen. Weiterhin nimmt die Längsfaltenhöhe bald recht ab, so daß gegen Ende des Mitteldarmes der Höhenunterschied zwischen Längs- und Querfalten nur unerheblich ist. Gleichzeitig nimmt die Zahl der Längsfalten von vorn nach hinten immer mehr ab, indem einzelne Falten ziemlich rasch niedriger werden und verstreichen. Zum Schluß bestehen nur noch etwa 10 Längsfalten, knapp die Hälfte der ursprünglichen Zahl. Von den Längsfaltenrändern verschwinden mit abnehmender Höhe sehr bald die Fortsätze. Das Enddarmrelief war stark beschädigt, ich sehe daher von seiner Beschreibung ab (Fig. 84).

91. **Crotalus horridus** L. zeigt nach MECKEL im Mitteldarm verschieden hohe und schmale Längsfalten. Höhere und niedrigere wechseln ziemlich regelmäßig nebeneinander.

Zusammenfassung und Vergleichung.

Im Jahre 1911 hatte ich im I. Teil meiner „Untersuchungen über das Darmsystem der Fische und Dipnoer" ein Faltennetz als die ursprüngliche und allgemeine Grundform des Rumpfdarmschleimhautreliefs nachgewiesen. Ich hatte hervorgehoben, daß und wie alle Schleimhautreliefs im Mittel- und Enddarm leicht von dieser Urform abzuleiten seien und war den Ursachen nachgegangen, die diese Grundform erzeugt hatten. Und da hatte sich ergeben, daß die netzförmige Anordnung der Schleimhautfalten eine mechanisch notwendige Anpassung an den motorischen Apparat des Darmes und seine Tätigkeit darstellt. Das bei Wirbeltieren allgemein verbreitete Vorkommen eines inneren

Ring- und äußeren Längsmuskelsystems macht es selbstverständlich, daß die an sich gar nicht oder doch kaum elastische Schleimhautoberfläche sich den verschiedenen Funktionsphasen der Darmmuskulatur anpaßt. Da der untätige Darm in seiner Muskulatur ein tonisches Verhalten darbietet, mußte in diesem Zustand die Schleimhaut in Anpassung an die mögliche Erschlaffung und Dehnung der Ringmuskulatur senkrecht zur Dilatationsrichtung verlaufende Falten: Längsfalten bilden, in Anpassung an die mögliche Dehnung der äußeren Längsmuskelschicht senkrecht zu dieser Richtung verlaufende Falten: Ringfalten.

Beide kombinieren sich zu einem Netz, dessen Faltenbasen als geschützteste Orte nunmehr das Hauptverlaufsgebiet der die obere Schleimhautschicht versorgenden Blut- und Lymphbahnen darstellen. Insonderheit sind es die Netzecken, die den Gefäßen mechanischen Schutz gegen Druck und Zug gewähren. Und so erscheinen sie von vornherein als Orte für besondere Resorptionsorgane (Fortsätze, Zotten usw.) wie geschaffen (vgl. auch meine Untersuchungen über das Darmsystem Teil III, S. 479—488).

Anfangs verstreichen die Falten bei stärkerer Darmdehnung wohl restlos, aber bei allen höheren Reliefs ist zum mindesten in Darmteilen, und zwar ausnahmslos dann im Anfange des Rumpfdarmes, die Faltung so entwickelt, daß bei starker Dehnung wohl noch die Falten abflachen, nicht aber mehr gänzlich verschwinden. Ihr Oberende bleibt erhalten.

Sehr einfache Reliefzustände habe ich dann später im ungesonderten Rumpfdarm eines Gymnophionen beschreiben können (Zur Morphologie des Oberflächenreliefs der Rumpfdarmschleimhaut der Amphibien. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. LIII, S. 667 und S. 700), wo noch bei stärkerer Darmfüllung das Relief überall verstrich. Bei Amphibien und Fischen ist das sonst nicht mehr feststellbar, auch bei Reptilien bietet sich nirgends im Rumpfdarmanfang ein solcher Befund. Bei letzteren hat der Rumpfdarm im ganzen eine höhere Entwicklungsstufe bereits erreicht. Fast immer ist er in Mittel- und Enddarm gesondert, und in letzterem hat eine durchaus originelle Entwicklung Platz gegriffen, die sich im fast allgemeinen Auftreten eines oder zweier Blinddärme an seinen Anfang und der sehr häufigen Entfaltung einer Ringklappe vor der Kloake, sowie bei vielen durch eine Abteilung in mehrere weitere Abschnitte kundgibt. Dieser Entwicklung hat sich auch das Verhalten des Darmreliefs angepaßt, so daß es nicht angängig ist, das Rumpfdarmrelief der Reptilien

im ganzen zu betrachten. Wir unterscheiden ein ausgeprägtes Mitteldarmrelief und ein charakteristisches Enddarmrelief. Letzteres hat mich nicht in dem Maße wie das Mitteldarmrelief beschäftigt, entsprechend den sehr spezialisierten Enddarmverhältnissen dieser Wirbeltiergruppe, während das Mitteldarmrelief durch seine Beziehungen sowohl zum Relief der Amphibien und Fische als auch besonders zum Relief der Vögel und der Säugetiere besonderes Interesse gewinnt.

Bei den Rynchocephalen besitzt der Mitteldarm ein Netzrelief in ganzer Länge, aber in ihm walten Längsfalten durch größere Höhe vor, aus denen anfangs hin und wieder bei leichter Faltenkräuselung ganz kurze Fortsätze aufragen. Da das ganze Relief bei stärkerer Darmdehnung nicht verschwindet, bedeutet die ansehnlichere Höhe der Längsfalten einen beachtenswerten Punkt, worauf später zurückzukommen sein wird.

Im Enddarm trifft man ein einfaches, glattes, niedriges Netz, in dem im Kloakenteil Längsfalten mehr hervortreten. In dem hinter einem flachen Wulst gelegenen mittleren Enddarmabschnitt vermißte ich es, auch war es an stark gedehnten Stellen des ersten Abschnittes nicht zu finden. Offenbar ist dies Netz allgemein bei geringer Darmfüllung vorhanden, ist aber so niedrig, daß es bei stärkerer Darmdehnung noch ganz verstreicht.

Die Chelonier bieten sehr einfache und nahe übereinstimmende Befunde. Im Mitteldarm von Sternothaerus und ähnlich auch bei Testudo graeca findet man überall ein einfaches Faltennetz, in dem, wie bei Hatteria, die Längsfalten höher als die anderen sind. Testudo tabulata, Clemmys caspica und Chelydra serpentina dagegen haben im hinteren Mitteldarm nur noch Längsfalten, die niedrigen Verbindungsfalten schwanden. Bei Cyclemis, Chelone imbricata und Thalassochelys ist dieser Schwund fortgeschritten, bei Ch. mydas sind nur noch ein Viertel des Mitteldarmes mit einem Netz bedeckt, drei Viertel mit Längsfalten. Bei Malacoclemmys und Chrysemys fehlt das Netz in noch weiteren Abschnitten, bei Emys finde ich anfangs nur noch 6—7 Maschenreihen, bei Platemys nur Längsfalten im ganzen Mitteldarm. Zu diesem Schwund des Netzes in einem mehrminder großen Teile des Darmes kommt noch ein grundsätzlich wichtiger Punkt: Bei Platemys, Emys, Chelone spec. und Sternothaerus verlaufen die Längsfalten stellenweise geschlängelt, bei Chelydra laufen sie in stumpfen, bei Chelone mydas, Chrysemys und Malacoclemmys in spitzwinkligen Zickzacks eine Weile und gehen dann

in welligen, später geraden Verlauf über. Bei Clemmys ist dies am schönsten zu beobachten.

Was den Enddarm der Schildkröten anlangt, so fand ich anfangs ein ziemlich enges Faltennetz mit glatten Rändern bei Chelydra, ein noch etwas weitmaschigeres überall bei Malacoclemmys, ein noch viel weitmaschigeres, bei Platemys auch unregelmäßigeres. Hier sind vor allem die Maschen von hohen Falten umrandet. Bei Chelydra fehlte später jedes Faltenwerk, bei Testudo graeca und Clemmys sah ich gar kein konstantes Relief, sondern traf breite, ephemere Wülste großenteils längs, teilweise aber auf kürzere Strecken quer oder zickzackförmig dahinziehen. Auf ihnen waren, wie im ganzen Enddarm überhaupt, feine, regelmäßige, dichtstehende Poren an Trockenpräparaten sichtbar, sicherlich Drüseneingänge. Auch bei Trionychiden besteht es auf und neben den ephemeren Wülsten.

Nun wären noch die Verhältnisse im Mitteldarm der Trionychiden nachzutragen. Sie sind in einer früheren Mitteilung dargestellt. Die hier bestehende spiralfaltenartige Längsfalte, die vom Pylorus bis zur Bauhinschen Klappe zieht, liegt dem Mesenterialansatz im Darm gegenüber. Das den ganzen Mitteldarm und sie überziehende Doppelnetz zeigt sein anfangs mit kurzen Fortsatzbildungen versehenes Hauptwerk in später immer schräger werdenden Spiralen orientiert, während das feinere Netz im wesentlichen als eine schützende Faltenumrandung der Lieberkühnschen Drüsen sich darstellt. (Jacobshagen, Eine spiralfaltenähnliche Reliefbildung im Mitteldarm der Schildkrötenfamilie Trionyx und ihre Stellung zur echten Spiralfalte. Anatomischer Anzeiger, Bd. XLVIII S. 353—365). All diese Dinge trennen den Darm dieser Tiere sehr weit von dem der anderen Schildkröten. Es würde vielleicht ein Ursprung dieses Reliefs aus Zuständen ähnlich wie bei Sternothaerus anzunehmen sein. Vorerst halte ich es für das Wahrscheinlichste, daß die Längsfalte in der Tat ein Spiraldarmrest ist und die Netzorientierung mit dieser Tatsache in ursächlichem Zusammenhang steht.

Die Krokodile stehen hinsichtlich ihres Mitteldarmreliefs Rhynchocephalen und Cheloniern nahe. Es besteht bei ihnen ein Netz mit bevorzugter Entwicklung der Längsfalten. Letztere sind beim Alligator unregelmäßig gewunden oder geschlängelt (Osteolaemus). Rathke fand schon beim Alligator schwach zickzackförmigen Verlauf, bei Caiman ist er ähnlich, während bei Crocodilus der Zickzackverlauf sehr schön ausgeprägt ist. Er be-

ginnt bald hinter dem Pylorus spitzwinklig, wird bald stumpfwinklig. Dann tritt Schlängelung ein und schließlich sind die Längsfalten gerade. Von den von ihnen ausgehenden Seitenfalten sind die, welche die Zickzackwinkel verbinden, durchweg die höchsten; alle anderen sind flacher. Feinere Seitenfältchen zweiter Ordnung gehen von ihnen aus und halbieren, drei- oder vierteilen die Netzmaschen gern, zumal beim Nilkrokodil. Später flacht das Relief stets sehr ab und kommt bei Caiman vor der BAUHINschen Klappe ganz zum Verschwinden, während bei Crocodilus und Osteolaemus hier nur Quer- und Schrägfalten fehlen. Der Längsfaltenrand ist bei den letzteren leicht gekräuselt im Darmanfang und gelegentlich mit breiten, niedrigen Fortsätzen versehen.

Im Enddarm ist ein sehr niedriges, zartes, enges Netzwerk zu finden, unter dem sich bei den meisten ephemere Längswülste erheben. Beim Caiman fand ich hier vier halbringförmige Querfalten.

Unter den Lacertiliern trifft man meist einfache und an die vorigen erinnernden Zustände, aber nicht bei allen.

Bei Chamaeleon bedeckt ein einfaches Faltennetz den Mitteldarm. In ihm stehen die Längsfalten einander ziemlich nahe und sind niedrig, oft leicht gewunden. Die Querfalten stehen weiter auseinander, sind etwas höher und verlaufen leicht geschlängelt. Oft ist ihr Rand anfangs auch leicht gekräuselt und entsendet mehrminder breite zungenförmige Fortsätze. Unvollständigkeit dieses Netzes durch teilweisen Schwund der Längsfalten und Unterbrechung in den Querfalten läßt im ersten Darmdrittel manchmal isolierte, verschieden breite Fortsätze mit querer Basis auftreten. In der zweiten Mitteldarmhälfte sind alle Falten vollständig; die Höhe der Längsfalten zumal ist größer und bald überwiegen sie in einem fortsatzlosen Netz.

Bei der erdrückenden Masse der Eidechsen aber ist das Netz in den hinteren Mitteldarmabschnitten zum Verschwinden gekommen und nur Längsfalten blieben dort erhalten. Uromastix, Zonurus und Phrynosoma, die Amphisbaeniden: Blanus, Amphisbaena, Lepidosternum und Trogonophis, ferner Lacerta ocellata und Chalcides ocellatus haben noch ein Netz in großen Abschnitten des Mitteldarmanfanges, dagegen besteht bei Hemidactylus spec., Gecko verticillatus, Ptychozoon, Calotes, Agama, Chlamydosaurus, Lacerta viridis, Egernia und Tiliqua kaum noch eine Querverbindung zwischen den Längsfalten und fehlt sicher bei Metopocerus, Eumeces und Scincus sowie angeblich bei den andern Geckonen, bei Uroplatus, Pygopus, Agama stellio und marmorata sowie bei

Lacerta agilis. Die Längsfalten sind, wie bei Krokodilen und Cheloniern, auch da, wo sie noch innerhalb eines Netzes dahinziehen, geschlängelt oder haben Zickzackverlauf. Davon machte von den von mir untersuchten Tieren nur Hemidactylus spec. eine Ausnahme. Bei ihm, wie bei den von anderen Autoren untersuchten: Gecko aegyptiacus, Uroplatus, Pygopus, Agama marmorata und Lacerta agilis sind die Längsfalten gerade. Doch halte ich es für möglich, daß zufällige Funktionszustände bei manchen oder sogar bei allen dies Bild vortäuschten. Der Zickzackverlauf trat bei Phrynosoma und den Amphisbaenen am schönsten zutage. Genau wie bei Krokodilen und Cheloniern ist der Zickzackverlauf anfangs am ausgeprägtesten, dann werden die Winkel sehr stumpf, dann folgt Schlängelung und endlich Geradestreckung. Bei Gecko verticillatus, Ptychozoon, Calotes, Uromastix Metopocerus, Eumeces, Scincus und Chalcides war der Längsfaltenrand anfangs gekräuselt; Fortsatzbildungen fand ich an ihm lediglich bei Gecko verticillatus.

Einige Gruppen der Lacertilier bieten von den erwähnten Befunden bemerkenswerte Abweichungen, so Draco viridis. Er zeigt ein Netz mit langgestreckten Maschen und auf den Längsfalten traf ich kurzzungenförmige Fortsätze, die später verschwinden, denn das Netz besteht nur ganz vorn und macht dann glatten Längsfalten Platz.

Eine zweite, wichtigere Gruppe bietet weit erheblichere Abweichungen. Sie umfaßt Ameiva, Ophisaurus und Anguis, angeblich auch Chirotes. Hier bestehen zottenartige Fortsätze. Ihre Achse steht erst quer, später aber stets längs, ihre Höhe ist anfangs beträchtlich, ihre Gestalt langzungenförmig. Bei Ameiva stehen die zungenartigen Fortsätze auf der Andeutung von Längsfalten, sind aber an der Basis gelegentlich auch unverbunden. Später treten die verbindenden Längsfalten höher heraus, die Fortsätze werden gleichzeitig niedriger und verstreichen dann. Wies schon die Stellung der Zotten von Ameiva darauf hin, daß die Zotten alte Netzecken sind, so bestätigt Anguis die Richtigkeit der Annahme. Anfangs sah ich sie an kleiner Stelle auch quer zusammenhängen, wobei die Zotten in den Knotenpunkten eines Netzes lagen. Eigenartig ist dabei die Drehung der erst queren Faltenbasis in die Längsrichtung. Sie erfolgt allmählich, indem erst die eine, dann die andere Basishälfte sich dreht. Man findet also in der Übergangszone winklig geknickte Zotten.

Die in der Basisstellung der Zotten im Mitteldarmanfang zutage tretende Bevorzugung der Querrichtung erinnert an die

Befunde bei Chamaeleon, wo sich zudem die Neigung zur Fortsatzbildung und zum Netzzerfall auch schon zeigte. Die gleiche Bevorzugung der Querfalten tritt bei Iguana tuberculata auf, das zu dem von Tubinambis und der Varane überleitet.

Auch beim Leguan (Iguana) findet man hohe, zungenförmige Fortsätze. Sie stehen anfangs an einer kleinen Stelle längs und hängen oft schon hier durch niedrige Längsfältchen, auch wohl durch Querfältchen oder durch beide, miteinander zusammen. Gleich danach hängen alle durch höher werdende Netzfalten zusammen, in deren Ecken sie nun stehen. In diesem rautenförmigen Netz treten zunächst die Querfalten hervor. Aber bald schon wird das Netz durch Höhenzunahme der Längsfalten gleichmäßiger und schon gleich darauf sind die Längsfalten die höchsten und bleiben es unter Höhenabnahme und Schwund der anderen aus den Zwischenräumen auch bis zum Dünndarmende. Gleichzeitig mit den Seitenfalten treten auch die Fortsätze, die zuvor allmählich niedriger geworden waren, völlig zurück.

Bei Tupinambis teguixin treten ebenfalls zunächst niedrige Längsfältchen mit niedrigen Fortsatzbildungen auf und dann gewinnen Querfalten völlig die Oberhand. Sie überragen die Höhe der Längsfalten bei weitem und sind auch viel breiter. Ganz gerade zunächst, bald aber auch nach hinten flach konvex oder leicht geschlängelt ziehen sie dahin. Aber ihr Rand ist glatt. Im zweiten Mitteldarmdrittel taucht bei manchen der nach hinten konvexen Ringfalten gegenüber der dem Mesenterialansatz innen entsprechenden Stelle eine Einknickung ein, oder es kommt hier zu einer ganz kurzen Faltenunterbrechung. In der letzten Mitteldarmhälfte dagegen sind vollständige Ringfalten höchst selten. Halb-, Drittel-, Viertel- usw. ringe bestehen hier nur; auch verlaufen sie oft in wechselnder, recht unregelmäßiger Richtung, so daß ein recht krauses Bild zustande kommt. Die zarten Längsfältchen sind an Höhe nicht nur stets gleich gering geblieben, nein, sie haben schon sehr frühzeitig begonnen, sich aus den Faltenzwischenräumen zurückzuziehen. Aber fast nirgends ist ihnen das ganz restlos gelungen und auf den Querfalten bleiben sie als feine Strichelung bis zuletzt sichtbar.

Ganz ähnlich ist das eigenartige Relief der Varanus-Arten. Nach Meckel bestehen bei V. maculatus auch Querfalten — Längsfalten werden nicht erwähnt und abgebildet, sind offenbar bei dem kleinen untersuchten Exemplar von Meckel übersehen —, deren Rand glatt ist. Bei V. bengalensis fand er

die Querfaltenhöhen und bis auf den Grund in schlanke, dreieckige Zotten zerschnitten. Erwähnt wird besonders, daß sie zum Teil doppelte Reihen bilden. Also lag hier offenbar ein Befund vor wie oft kurz vor der Darmmitte bei Tubinambis, wo die nach hinten leicht konvexen Falten an der dem Mesenterialansatz gegenüberliegenden Stelle eingeknickt oder unterbrochen waren. Den typischen Befund bei den Varanen macht Tafelabb. 40 klar. In dem Netz sind die queren Ringfalten in schräge verwandelt, die zwar am Mesenterialansatz innen ihre nach hinten gerichtete Konvexität zeigen, während ihm gegenüber die vordere Konvexität in eine winklige Durchknickung nach vorn umgewandelt ist. Wie bei Tupinambis zeigen die flachen Längsfältchen da, wo sie vorkommen (V. salvator und niloticus), Neigung zur Fortsatzbildung, auch zum teilweisen Schwund. Letzterer ist bei V. ocellatus dann auch fast restlos durchgeführt. Die von den Längsfältchen ausgehenden Fortsätze haben meist Zungenform und sind niedriger als die bei V. salvator, niloticus und ocellatus bestehenden Fortsätze der Schrägringfalten. Letztere sind am zahlreichsten und schönsten bei V. salvator entwickelt, ähnlich auch bei V. niloticus, wo noch zwischen zwei Schrägfaltenreihen eine zarte, ihnen parallele Zöttchenreihe auftritt. Schon bei niloticus ist die Zahl und Höhe der Fortsatzbildungen geringer als bei salvator; bei ocellatus ist die Zahl weiterhin sehr zurückgegangen, während die Höhe ansehnlich bleibt.

Im Enddarm der Eidechsen sah ich bei Ptychozoon niedrige Längsfalten, sonst allgemein ein engmaschiges, niedriges, glattrandiges Faltennetz. Unter ihm erheben sich oft ephemere, vorwiegend längsgerichtete Wülste; ferner meistens eine Halbring- oder Ringfalte vor der Kloake, öfter auch noch 2—3 weitere an anderen Stellen. Bei anderen findet sich eine Serie von Halbringfalten, so bei Metopocerus. Hier stehen sie dicht hintereinander. Ihre Anatomie und Bedeutung bleiben festzustellen. An gedehnten Därmen oder auch Darmstellen ist oft kein feines konstantes Relief erkennbar. Zwei Schrägringfalten fand ich bei Varanus. Sie sind mit den Schrägringen des Mitteldarms gleich gerichtet, aber viel höher.

Unter den Ophidiern bieten Cylindrophis melanotus, Naja und Zamenis constrictor ein einfaches, glattes Netz mit Rautenmaschen im Mitteldarm. Bei Crotalus aber haben sich in ihm Längsfalten schon vorgedrängt, die bei den meisten Schlangen nicht nur vorherrschen, sondern zum mindesten im hinteren

Mitteldarm nach Schwund der schrägen und queren Verbindungsfalten das alleinige Relief bilden. Bei Cylindrophis rufus war ein Netzwerk nur noch im ersten Drittel des Mitteldarmes zu finden. fast ebenso bei Cerastes, bei Distira und Tropidonotus tesselatus nur im ersten Sechstel, bei Hydrus im ersten Zehntel. Bei Vipera berus und mehr noch bei Coluber natalensis und Coronella bestanden nur noch vereinzelte Verbindungsfalten und bei Typchlops septemstriatus, Tropidonotus natrix, Zamenis gemonensis, Coelopeltis und Crotalus horridus fehlten auch sie. Wiederum sind die Längsfalten meist geschlängelt, bei Tropidonotus tesselatus, Hydrus und Distira in Zickzacks gelegt, gerade dagegen bei Crotalus. Faltenkräuselung ist nicht verbreitet, Fortsätze sah ich nur bei Crotalus.

Eine Ausnahme in diesem monotonen Verhalten bemerken wir bei Typhlopiden, die, wie unter den Lacertiliern Ameiva, Ophisaurus und Anguis, zottenartige, erst quer- dann längsgestellte Fortsätze haben, die miteinander oft durch ganz niedrige Längs-, aber auch gelegentlich Querfältchen in Zusammenhang stehen und sich dann als Abkömmlinge von Netzecken ausweisen. Später wird die Faltenverbindung der Zotten allgemein, und zwar sind es die Längsfalten, die nach Drehung der Zottenbasis auch hier die Fortsätze aufnehmen. Daß Typhlops septemstriatus nach Meckel von diesem Verhalten eine Ausnahme bildet, ist schon oben berührt.

Eigenartig ist auch das Relief der Boiden! Bei allen ist ein Netzwerk die deutliche Grundlage, in dem bald — bei Boa besonders, aber eine kurze Strecke auch bei Python — geschlängelte Querfalten besonders entwickelt sind.

Bei Boa treten schon kurz hinter dem Mitteldarmanfang die Längsfalten außerordentlich an Höhe zurück und auf den Querfalten findet man hier breite Zungenfortsätze, die mit ihren Nachbarn durch niedrige Querfalten in Verbindung stehen. Im zweiten Mitteldarmachtel sieht man die Fortsätze dann niedriger und die Falten gerade werden. Darauf verschmälert sich die Fortsatzbasis allmählich auf die Hälfte, die Fortsätze werden wieder höher und zugleich die sie verbindenden Falten ganz niedrig. Mindestens pflegen hier Längsfalten zu fehlen, oft aber auch Querfalten. Weiterhin verringert sich die Fortsatzhöhe nach und nach wieder und die Falten treten stärker hervor, erst die Querfalten, dann die Längsfalten. Die Fortsätze flachen zugleich energisch ab und beginnen im Netz mit vorwiegenden Querfalten zu Beginn des letzten Mitteldarmdrittels zu verschwinden. Bald hat die Entwicklung der Längsfalten die der erst zurückbleibenden

und dann verschwindenden Querfalten überholt und nahe dem Mitteldarmende gibt es lediglich ein Längsfaltenrelief.

Bei Python spielen die höheren, zierlichen Fortsätze eine noch größere Rolle. Sie stehen an den Netzecken. Später flachen auch sie ab und werden dann breitbasiger. Dann verschwinden auch die Netzfalten großenteils und die Fortsätze stehen ziemlich isoliert. Ein Längsfaltenrelief fehlt aber am Schluß.

Eunectes endlich entwickelt vorzugsweise die Längsfalten in seinem Netz, und zwar legen sich diese bald in Zickzacks. Manchmal kommt es zu teilweiser Netzrückbildung, dann sind die Zickzackwinkel, sonst die Netzecken Sitz von Fortsätzen, die aber nie die Höhe wie bei Boa und Python erreichen. Später werden die Zickzacks geschlängelt und es ist allgemein zum Schwund der Querfalten gekommen. Zum Schluß findet man gerade Längsfalten.

Unter diesem eben beschriebenen Relief treten nun interessanterweise bei Boa und Eunectes quere und schräge, auch wohl leicht gekrümmte Kontraktionsfalten auf, die eine ganze Schleimhautpartie erheben ähnlich den Valvulae conniventes des Menschen. Sie sind zwar von nur geringer Höhe, stehen aber gelegentlich untereinander in Verbindung, wenigstens bei Eunectes. Ihre Anatomie habe ich bisher noch nicht vorgenommen und es muß erst noch festgestellt werden, inwieweit sie mit den menschlichen Kerkringschen Falten morphologisch übereinstimmen. Auf jeden Fall aber liegen hier analoge Bildungen vor, meines Wissens wohl die einzigen bisher bekannten.

Der Enddarm der Schlangen bietet in seinem Relief wechselnde und nicht genügend geklärte Befunde. Längsfalten hat Meckel von Typhlops oxyrhynchus angegeben. Boa, Eunectes Cylindrophis, Tropidonotus natrix, Coluber natalensis, Coronella, Naja, Vipera berus und Cerastes zeigen ein feines, niedriges Faltennetz, in dem bei Cerastes Längsfalten vorherrschen. Bei Eunectes sind die Maschen quer gezogen, bei Naja walten Querfalten etwas in der Häufigkeit vor. Bei Tropidonotus tesselatus, Hydrus und Distira habe ich ein feines konstantes Relief nicht gesehen. Und doch neige ich zu der Ansicht, daß das ein Zufallsbefund war, der mit einer zufällig starken Darmfüllung vielleicht zusammenhing. Weitere Untersuchungen sind nötig. Unter dem konstanten Relief treten bei sehr vielen Schlangen hohe Ringfalten auf. Ich sah sie bei Tropidonotus tesselatus (3), natrix (6—8), auch bei Zamenis gemonensis, Coluber natalensis, Coronella, Hydrus, Distira, Naja, Vipera berus und Cerastes. Ob

sie bei den einzelnen Tieren in der Zahl bestimmt sind — woran ich zweifle —, ob Muskulatur in sie hineinzieht und welcher Art ihre Bedeutung ist, muß gründlich nachuntersucht werden. Für das Problem der Klappenentstehung im Darm ist das nicht ohne Interesse.

Am Schlusse der Übersicht über die Befunde in den einzelnen Gruppen der Reptilien kann ich es mir nicht versagen, dem Leser die Hauptresultate noch einmal an der Hand von Übersichtstabellen vor Augen zu führen, denn wohl erst so wird ihm der enge Umriß ganz klar werden, in dem sich das Rumpfdarmschleimhautrelief, insonderheit das Relief des Mitteldarmes in dieser Tierklasse bewegt. In Tabelle I ist das Relief der erdrückenden Masse der Reptilien dargestellt. Die gleichartige Richtung der Reliefdifferenzierung tritt überwältigend hervor. Alle fünf großen Gruppen neigen dazu, die Längsfalten zu verlängern. Sie verlaufen geschlängelt oder gar im Zickzack. Überall sind Längsfalten die wichtigsten. Das kann wohl nur zweierlei bedeuten: Entweder handelt es sich bei dieser Längsfaltenentwicklung um eine Anpassung an eine besondere Dehnungsfähigkeit der Ringmuskulatur. In diesem Falle wird am gedehnten Darm das Relief verstrichen sein. Oder aber, die Falten sind auch dann nicht verstrichen und erweisen, daß jene Entfaltung der Schleimhaut andere Ursachen hat. Der erste Fall trifft bei keinem Reptil zu. Keinen noch so gefüllten Mitteldarm sah ich, in dem in der vorderen Hälfte die Längsfalten verstrichen gewesen wären. Wohl aber fand ich, daß an gedehnten Därmen weder Schlängelung noch Zickzackverlauf an Längsfalten zu bemerken war. Die Längsfalten waren flacher und gerade geworden. Bei Osteolaemus tetraspis habe ich durch einseitigen Zug in der Längsrichtung an dem in Tafelabb. 21 dargestellten Präparat auf einer Seite die Zickzackfalten in gerade Längsfalten verwandelt. Überdenkt man die Sache näher, so wird einem klar, daß die Zickzacklängsfalten einen wichtigen Bestandteil des Netzreliefs, der mechanischen Urform, überflüssig machen: die Querfalten. Und gewiß ist es kein Zufall, daß gerade diese Reliefform zum mindesten in dem hinteren Darmteilen mit einem Schwund von Querfalten bei fast allen Reptilien vergesellschaftet ist. Mechanisch gleichen sie ein Netzwerk in ihrer Anpassungsfähigkeit sowohl an Längs- wie an Querdehnung aus. Denn stellen die Längsfalten zunächst einen Ausdruck der Schleimhautanpassung an die Ringmuskulatur dar, so bedeuten die bei Längsdehnung verstreichenden Zickzacks das gleiche für die Längsmuskulatur.

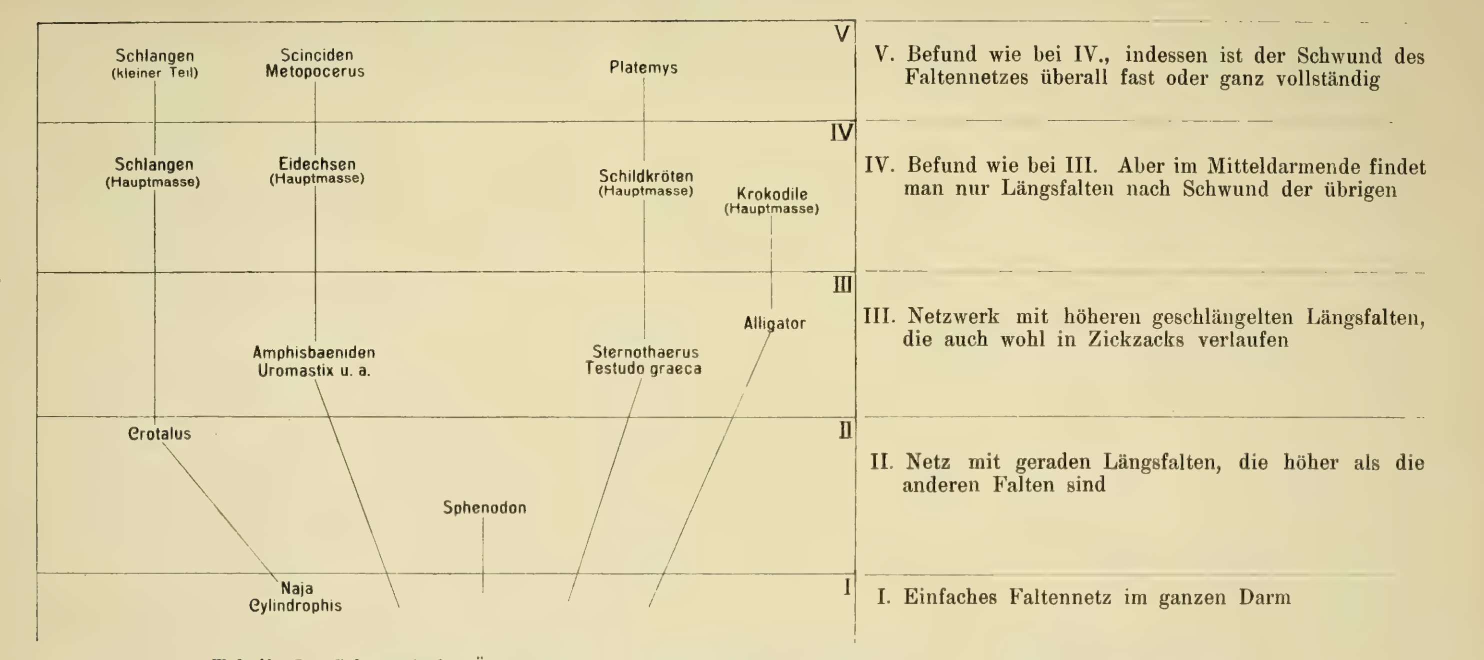


Tabelle I. Schematische Übersicht des Mitteldarmschleimhautreliefs bei der Mehrzahl der Reptilien.

Nun aber, könnte man einwerfen, warum schwinden dann nicht z. B. bei den Krokodilen, wo die Zickzackfaltung so entwickelt ist, alle Netzfalten? Darauf ließe sich erwidern, daß ja ein Verstreichen auch der Längsfalten bei Reptilien selbst an stark gefüllten Därmen oder bei derem gewaltsamen Aufblasen nicht stattfindet, daß also diese Längsfalten noch eine weitere Bedeutung haben müssen, ebenso wie sie die Netzfalten bei allen höheren Wirbeltieren, wo sie im Mitteldarm in der ersten Hälfte nicht mehr verstreichen, sicher besitzen. Und diese weitere Bedeutung könnte sowohl für die motorischen Funktionen des Mitteldarmes als für die Vorgänge bei der Resorption in Frage kommen. Zunächst ist die Muskulatur des Darmes nicht allein da, großen Massen von Mageninhalt im Darm einen genügenden Anfnahmeplatz zu schaffen, sondern ihr liegt es ebenso ob, für die Weiterschaffung der Kontenta in spätere Abschnitte Sorge zu tragen. Für diese Tätigkeit des Darmes bedeutet jedes auch bei starker Darmfüllung nicht verstreichende Relief ein Arbeitshindernis, das nur durch vermehrte Arbeitsleistung zu überwinden ist. Zumal werden Querfalten sehr hinderlich sein. Betrachten wir unser Relief mit geschlängelten Längsfalten oder mit Zickzacklängsfalten, so leuchtet ein, daß diese Form mechanisch sehr günstig ist. Kommt z. B. ein größerer Haufen Darminhalt in die Nähe eines Längszickzacks, so wird letzterer gestreckt sein, ehe noch der Ballen zu ihm gelangt ist, und fehlen nun Querfalten zwischen den Längsfalten, so wird die Arbeit der Darmmuskulatur nicht erheblich sein müssen, den Darminhalt weiter zu befördern. Verstreicht dann in der Phase des Passierens eines Nahrungsballens durch die betreffende Darmstelle die gerade gewordene Längsfalte in ihrem obersten Teile nicht, so ragt sie zwischen den Darminhalt hinein und ist hier befähigt, unter günstigen Umständen zu resorbieren. Und gerade bei Reptilien müssen wir annehmen, daß die Längsfalten bei der Resorption eine wichtige Rolle spielen, da der Mehrzahl ja Fortsatzbildungen und Zotten ganz fehlen. Wie weit die erhaltenen Querfalten motorisch — zur Kompensation etwa der geringen Darmlänge — wie weit für die Resorption tatsächlich wichtig sind, wird eine spätere Zeit vielleicht einmal feststellen können.

Über die Verbreitung und Bedeutung dieses Reliefs im Stamm der Wirbeltiere hoffe ich in einer späteren Arbeit noch eingehen zu können, erwähne aber schon hier, daß verwandte Bildungen bei den Vögeln häufig anzutreffen sind (Charadrius, Tringa, Parus, Sturnus). Hier ist die Entwicklung teilweise sogar

weitergegangen, indem sich zottenartige Fortsätze von ansehnlicher Höhe über den freien Rand der Zickzackfalten erheben als wichtige Organe der Resorption (Charadrius, Grus). Bei den Amphibien fehlen gleiche Bildungen.

In Tabelle II gebe ich jene Formen der Reptilien, die vom Verhalten der Hauptmasse abweichen und Fortsätze zu mehrminder hoher Entwicklung haben gelangen lassen. Der rechte Teil der Tabelle vereinigt alle die Formen, bei denen im vorderen Mitteldarm Querfalten im Netz die Hauptrolle spielen und ihre Spur auch deutlich noch durch die Richtung der Zottenbasen da verraten, wo es zum Schwund der Netzfalten gekommen ist. Bei Chamaeleon und Python allein war das Netz die Reliefgrundlage im ganzen Mitteldarm, bei den andern war das Netz zum Schluß durch einfache Längsfalten ersetzt. In Stufe 4 sind echte Zottenreliefs entwickelt.

Die Mitteldarmbilder bei diesen Tieren rufen sofort die Erinnerung an die Befunde bei Anuren wach. Chamaeleon erinnert deutlich an Hyla coerulea, bei dem Relief der Anguiden, Typhlopiden und von Boa denkt man an Pelobates, Hyla arborea oder Racophorus. Mechanisch wichtigen Widerstand bieten die Querfalten dem Darüberhingleiten des Darminhalts, auch halten sie Teile von ihm wohl eine Weile fest, und verlängern so den Einfluß der Pankreasenzyme auf ihn. Bei Chamaeleon kann gelegentlich die Entwicklung der Querfalten Bahnen erreichen, die bei den Raniden zur Bildung charakteristischer Querzickzacks geführt haben. Bei Iguana, Boa, Typhlops, Ameiva und Anguis bieten die allseitig freien Zotten hervorragende Resorptionsmöglichkeit, während der Querfaltenwiderstand durch die zwischen den quergestellten Zotten mehr- oder weniger fehlenden Falten wieder verringert ist.

Eunectes zeigt ein vorläufig selbständiges Bild, ebenso die Schildkrötengruppe Trionyx.

Tabelle III endlich zeigt die Stellung der Schleimhautbildungen bei Tupinambis und Varanus. Auch hier herrscht das Prinzip der Querfaltenbildung wie bei der vorigen Gruppe und bei Anuren, aber im einzelnen bleiben die Befunde doch originell. Tupinambis, Varanus maculatus und bengalensis bieten mit ziemlich queren Ringfalten den einfacheren Zustand. Bei Varanus salvator, niloticus und ocellatus stehen die Ringe schräg, und zwar ist ihre nach vorn gewandte Konvexität oral durchgeknickt, ihre hintere bleibt rund. Eigenartigerweise liegt die Knickstelle bei allen Schrägringen gleich, und zwar an der dem Mesenterialansatz gegenüberliegenden Stelle. Bedeuten Querringe ein moto-

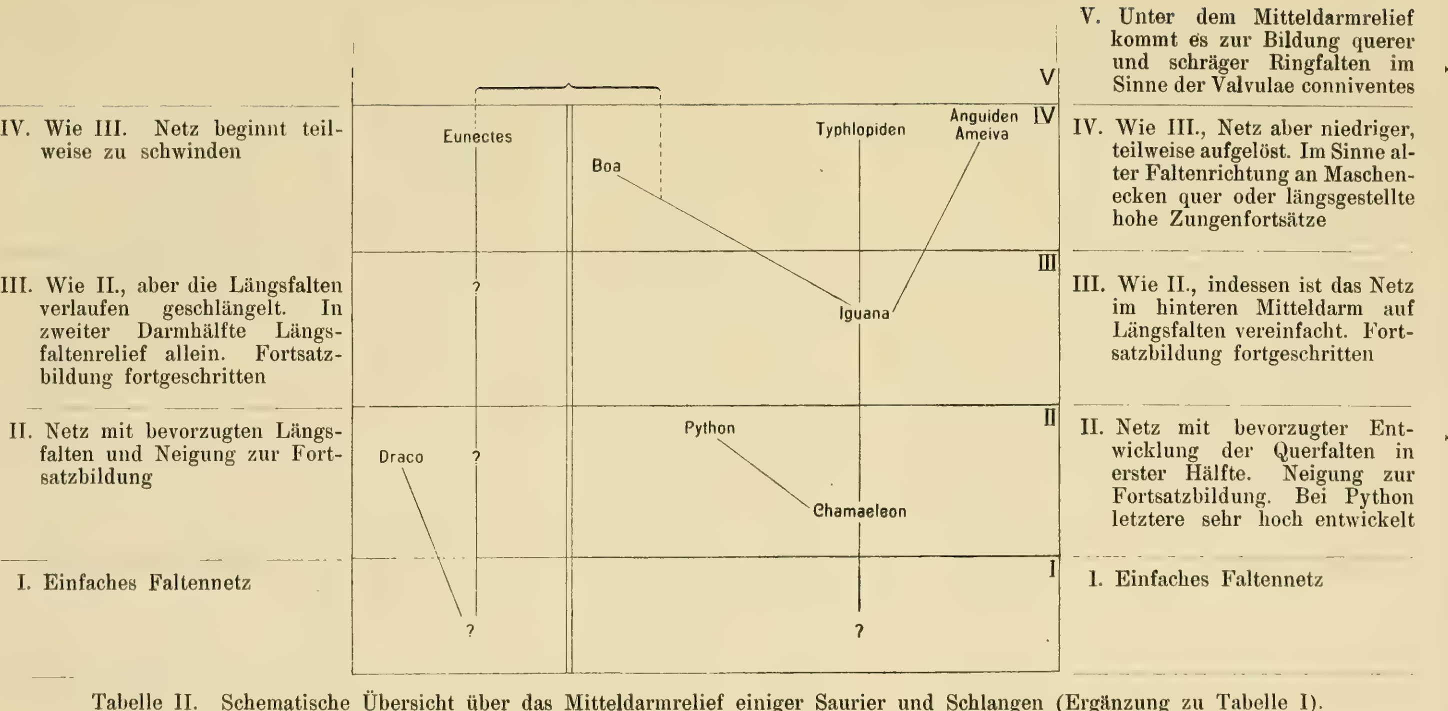


Tabelle II. Schematische Übersicht über das Mitteldarmrelief einiger Saurier und Schlangen (Ergänzung zu Tabelle I).

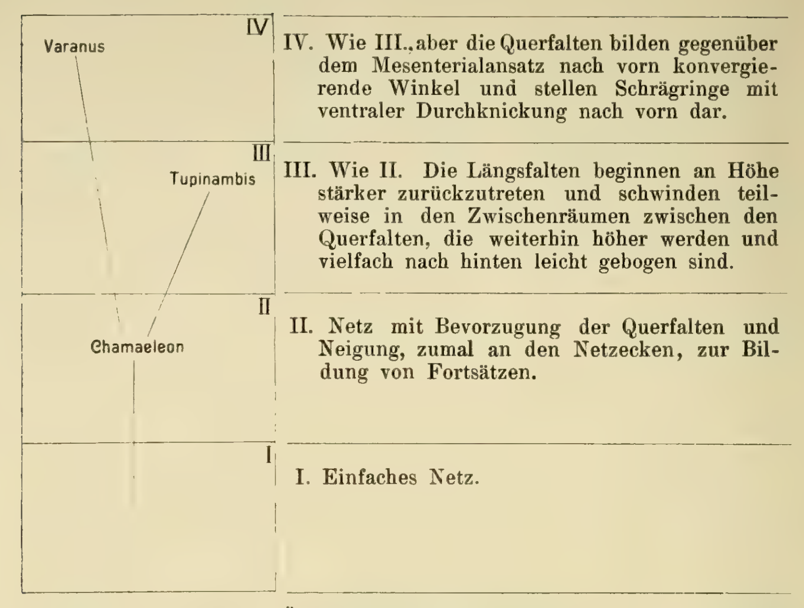


Tabelle III. Schematische Übersicht über das Mitteldarmrelief von Tupinambis und Varanus.

risches Hindernis für die Darmbewegungen, bilden sie im Zusammenhang damit ein resorptiv wichtiges Moment, so bedeuten Schrägringe entweder eine Steigerung oder eine Verminderung dieser Dinge, je nachdem nämlich die vordere Konvexität der Ringe dorsal oder ventral gelegen ist. Bei Tupinambis liegt sie stellenweise dorsal, bei den Varanus-Arten aber stets ventral. Die chymösen Massen werden längs der Schrägfalten, deren Rand reiche Fortsätze trägt, erst entlang streichen und währenddessen zum Teil sowohl verdaut wie resorbiert werden, erst dann werden sie die Falten überwinden und zur nächsten Schrägfalte gelangen. Bei Ringfalten im umgekehrten Sinne würde erst der Widerstand überwunden werden müssen, der auch größer wäre. Vielleicht weisen diese Befunde auf Säugetierzustände hin, doch darauf wird an anderer Stelle hinzuweisen sein.

Hier ist auch der Ort, auf die manchmal angenommenen engeren Beziehungen zwischen Ernährung und Darmrelief wenigstens hinzuweisen. Bei den Reptilien ist bekanntlich die Nahrung eine fast ausschließlich aus Tieren bestehende. Aber es gibt von dieser Regel doch einige Ausnahmen. Unter den für uns in Betracht kommenden befinden sich Metopocerus, der neben Tieren sehr viel Obst und saftige Blätter frißt (Brehm), ferner Iguana tuber-

culata, die nach Duméril nur von Pflanzenstoffen lebt, und in deren Darm man Beeren fand, und endlich Uromastix spinipes, die auch Vegetarier sein soll. Daß das Relief eines dieser drei Tiere die geringste gleichsinnige Besonderheit böte, wird wohl niemand behaupten wollen. Bezüglich Iguana hebe ich hervor, daß die einigermaßen ähnlichen Varane rein karnivor leben! Bei Uromastix ist noch obendrein die Rumpfdarmlänge recht gering. Niemand wird bestreiten können, daß sich auch für das Reptilienrelief der früher von mir aufgestellte Satz bestätigt: Morphologische Reliefreihen knüpfen sich an Verwandtschaftsgruppen und nicht an Ernährungskategorien [1]). Auf die Beziehungen zwischen Relief und Ernährung bei den karnivoren Reptilien einzugehen, halte ich für überflüssig, es kommt nichts dabei heraus zur Zeit. Im übrigen verweise ich auf meine Bemerkungen im Anhang der Arbeit über das Amphibienrelief.

Es sollte jetzt eine Schlußbetrachtung über die Entwicklung des Enddarmreliefs bei den Reptilien folgen. Leider aber wird sie vorerst noch wenig befriedigende Resultate darbieten, da mein Material es mir nicht gestattet, die Grundzüge dieses Reliefs so klar herauszuarbeiten, wie das nötig wäre. Jedenfalls dürfte feststehen, daß bei den allermeisten Reptilien ein einfaches glattes Faltennetz im Enddarm vorkommt, das bei starker Enddarmfüllung verstreicht. Bei einem Lacertilier sind Längsfalten beschrieben, bei Platemys hat das Enddarmnetz höhere Falten. Bei manchen sind feinere Reliefs ganz vermißt. Ich halte das für Zufallsbefunde und empfehle Nachprüfung. Auf jeden Fall ist das Enddarmnetz sehr einfach gebaut und hat sich vom Urstandpunkt nur wenig weiterentwickelt. Charakteristisch für die Reptilien aber erscheinen alle die Bildungen, die unter diesem Relief liegen und sich als ephemere Runzeln größerer Schleimhautstrecken darstellen oder sicherlich von ihnen auch da, wo sie es vielleicht jetzt nicht mehr sind, abgeleitet werden müssen. Die ephemeren, jedenfalls durch Kontraktionen der Ringmuskulatur bei der Kotaustreibung bedingten Längsfalten, andere sind ja seltener, bieten kein weiteres Interesse. Dagegen lassen Ringwülste wichtige Einrichtungen entstehen, die sich teils als vor der Kloake gelegene Klappen, teils als schräge und quere halbringförmige Falten der Bewegung des Enddarminhaltes entgegen-

1) Dieser Satz hat weit über das Darmrelief hinaus Geltung. Er dürfte wohl geradezu für alle Organreihen, oder doch die allermeisten zutreffen.

stellen. Bei Varanus stellen sie hohe, schräge, volle Ringe dar. Bei Krokodilen, Lacertiliern und Schlangen sind sie verbreitet. Ihre Entstehung und Bedeutung erscheint mir unklar, aber nicht ohne Interesse mit Rücksicht auf Beurteilung der Valvulae conniventes. Jedenfalls ist das physiologische Moment der Kotaustreibung, wobei die Längsmuskulatur offenbar eine besondere Rolle besitzt, für die Beurteilung dieser Dinge im Auge zu behalten.

Literaturnachweis.

1) Brehms Tierleben, 4. Aufl., Lurche und Kriechtiere. 1913.
2) Bronn, H. G., Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. VI, Abt. III (bearbeitet durch Hoffmann). 1890.
3) Cuvier, G., Vorlesungen über vergleichende Anatomie, Bd. III (übersetzt von Meckel). 1810.
4) Duvernoy, G. L., Fragmens d'anatomie sur l'organisation des serpens. Annales des sciences nat., Tome XXX. 1833.
5) Gegenbaur, C., Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, Bd. II. 1903.
6) Jacobshagen, E., Untersuchungen über das Darmsystem der Fische und Dipnoer. Teil I—III. Jen. Zeitschr. f. Nat., Bd. XLVII, XLIX, LIII. 1911, 13 u. 15.
7) Ders., Zur Morphologie des Oberflächenreliefs der Rumpfdarmschleimhaut der Amphibien. Jen. Zeitschr., Bd. LIII. 1915.
8) Ders., Eine spiralfaltenähnliche Reliefbildung im Mitteldarm der Schildkrötenfamilie Trionyx und ihre Stellung zur echten Spiralfalte. Anat. Anzeiger, Bd. XLVIII. 1915.
9) Meckel, J. F., Über den Darmkanal der Reptilien. Meckels Archiv f. Physiologie, Bd. III. 1817.
10) Ders., Beiträge zur Geschichte des Darmkanals der Amphibien. Meckels Archiv f. Physiologie, Bd. V. 1819.
11) Ders., System der vergleichenden Anatomie, Teil 4. Halle 1829.
12) Milne Edwards, H., Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée, Bd. VI. Paris 1860.
13) Oppel, A., Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie, Bd. I, II, III. 1896, 1897, 1900.
14) Rathke, H., Untersuchungen über die Entwicklung und den Körperbau der Krokodile. Braunschweig 1866.
15) Rudolphi, K. A., Anatomisch-physiologische Abhandlungen. Berlin 1802.
16) Ders., Grundriß der Physiologie. Berlin 1828.
17) Siebold & Stanius, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, Bd. II. Berlin 1846.
18) Tiedemann, F., Anatomie und Naturgeschichte des Drachens. Nürnberg 1811.

Tafelerklärungen.

Tafel 17.

Fig. 1. Sphenodon punctatum. Mitteldarmanfang. Leitz Obj. 1, Ok. 0, Tbl. 17.

Fig. 2. Sphenodon punctatum. Stelle dicht hinter voriger. Leitz Obj. 1, Ok. 3, Tbl. 17.

Fig. 3. Sphenodon punctatum. Mitteldarm - Enddarmgrenze. Leitz Obj. 1, Ok. 0.

Fig. 4. Sphenodon punctatum. Enddarmrelief. Leitz Obj. 1, Ok. 0.

Fig. 5. Testudo graeca. Relief des Mitteldarmanfanges. Leitz Obj. 1, Ok. 0.

Fig. 6. Testudo tabulata. Aus dem Mitteldarmanfang. Leitz Obj. 1, Ok. 0.

Fig. 7. Testudo tabulata. Enddarmrelief. Leitz Obj. 1, Ok. 0.

Tafel 18.

Fig. 8. Emys orbicularis. Aus dem Mitteldarmanfang. Leitz Obj. 1, Ok. 0.

Fig. 9. Clemmys caspica. Relief des Mitteldarmanfanges. Leitz Obj. 1, Ok. 0.

Fig. 10. Chrysemys scripta var. elegans. Relief auf dem vordersten Mitteldarmviertel. Leitz Obj. 1, Ok. 0.

Fig. 11. Chelone spec. Mitteldarmanfang. Leitz Obj. 1, Ok. 0.

Fig. 12. Thalassochelys corticata. Mitteldarmanfang. Leitz Obj. 1, Ok. 0.

Fig. 13. Trionyx aegypticus. Mitteldarmanfang mit Längswulst. (Spiralfalte?) Obj. 1, Ok. 0.

Fig. 14. Trionyx aegyticus. Mitteldarmanfang neben der Längsfalte bei stärkerer Vergrößerung. Leitz Obj. 1, Ok. 3.

Tafel 19.

Fig. 15. Trionyx aegypticus. Neben der Längsfalte dicht vor der Mitteldarmmitte. Leitz Obj. 1, Ok. 3.

Fig. 16. Trionyx aegypticus. Mitteldarmrelief aus dem letzten Viertel.

Fig. 17. Crocodilus niloticus. Mitteldarmanfang. Leitz Obj. 1, Ok. 0.

Fig. 18. Crocodilus niloticus. Reliefstelle etwas später. Vergrößerung wie oben.

Fig. 19. Crocodilus niloticus. Mitteldarmstelle eines noch späteren Abschnittes. Vergrößerung wie oben.

Tafel 20.

Fig. 20. Osteolaemus tetraspis. Mitteldarmanfang. Leitz Obj. 1, Ok. 2.

Fig. 21. Osteolaemus tetraspis. Mitteldarmstelle etwas später als in Fig. 20 bei gleicher Vergrößerung.

Fig. 22. Caiman sclerops. Mitteldarmanfang. Obj. 1, Ok. 0.
Fig. 23. Caiman sclerops. Mitteldarmende. Obj. 1, Ok. 0.
Fig. 24. Caiman sclerops. Feines Netz aus dem Enddarmanfang. Obj. 1, Ok. 0.
Fig. 25. Caiman sclerops. Feines Netz aus dem Kloakenabschnitt des Enddarms. Obj. 1, Ok. 0.

Tafel 21.

Fig. 26. Alligator mississippiensis. Aus dem Mitteldarmanfang. Obj. 1, Ok. 2.
Fig. 27. Alligator mississippiensis. Spätere Stelle des Mitteldarmes. Obj. 1, Ok. 2.
Fig. 28. Alligator mississippiensis. Relief unmittelbar vor dem Mitteldarmende. Leitz Obj. 1, Ok. 2.
Fig. 29. Gecko verticillatus. Mitteldarmanfang. Leitz Ob. 1, Ok. 0.
Fig. 30. Chlamydosaurus Kingi. Enddarmrelief. Leitz Ob. 1, Ok. 0.
Fig. 31. Uromastix spinipes. Mitteldarmanfang. Leitz Obj. 1, Ok. 0.

Tafel 22.

Fig. 32. Metopocerus cornutus. Mitteldarmanfang. Leitz Obj. 1, Ok. 0.
Fig. 33. Metopocerus cornutus. Enddarm längs des Mesenterialansatzes aufgeschnitten. In der Mitte des Präparates ist eine ehemals durch Darminhalt stark gedehnte jetzt nach innen vorgestülpte Tasche sichtbar. Neben und hinter ihr seitlich treten die längsdurchschnittenen Halbringfalten unter dem feinen Netz hervor (verkleinert).
Fig. 34. Iguana tuberculata. Mitteldarmanfangsrelief. Obj. 1, Ok. 0.
Fig. 35. Iguana tuberculata. Schwinden der Mitteldarmnetzfalten und Übergang in Längsfalten. Leitz Obj. 1, Ok. 0.
Fig. 37. Anguis fragilis. Mitteldarmanfang. Obj. 1, Ok. 0.
Fig. 38. Anguis fragilis. Übergang der Zottenstellung in die Längsrichtung. Obj. 1, Ok. 0.
Fig. 39. Anguis fragilis. Längsfalten mit Zungenfortsätzen kurz vor der Mitteldarmmitte. Leitz Obj. 1, Ok. 0.

Tafel 23.

Fig. 36. Phrynosoma cornutum. Mitteldarmanfang. Leitz Obj. 1, Ok. 0.
Fig. 40. Varanus ocellatus. Mitteldarm (verkleinert!)
Fig. 41. Varanus salvator. Schrägringe und Längsfalten aus dem Mitteldarmanfang. Leitz Obj. 1, Ok. 0.
Fig. 42. Varanus niloticus. Schräge Ringfalten des Mitteldarmanfanges Obj. 1, Ok. 0.

Tafel 24.

Fig. 43. Varanus niloticus. Die Ringfalten am Mitteldarmende. Leitz Obj. 1, Ok. 0.

Fig. 44. Varanus ocellatus. Schräge Ringfalten des Mitteldarmanfanges. Obj. 1, Ok. 0.

Fig. 45. Varanus ocellatus. Ringfalten des Mitteldarmendes. Leitz Obj. 1, Ok. 0.

Fig. 46. Tupinambis teguixin. Querfalten mit den kleinen Längsfältchen, die vereinzelt auch die Zwischenräume ganz durchsetzen. Leitz Obj. 1, Ok. 2.

Fig. 47 Tubinambis teguixin. Übersicht über eine frühe Mitteldarmpartie mit nach hinten leicht konvexen Querfalten. Lupenaufnahme.

Fig. 48. Tupinambis teguixin. Spätere Mitteldarmpartie. Leitz Obj. 1, Ok. 0.

Fig. 49. Tupinambis teguixin. Feines Netz aus dem Enddarm und Blinddarm. Obj. 1, Ok. 0.

Tafel 25.

Fig. 50. Ameiva vulgaris. Mitteldarmanfang. Obj. 1, Ok. 1.

Fig. 51. Amphisbaena alba. Mitteldarmanfang. Obj. 1, Ok. 0.

Fig. 52. Amphisbaena alba. Enddarmrelief. Obj. 1, Ok. 0.

Fig. 53. Lepidosternum microcephalum. Mitteldarmanfang. Leitz Obj. 1, Ok. 0.

Fig. 54. Lacerta ocellata. Mitteldarmanfang. Leitz Obj. 1, Ok. 0.

Fig. 55. Chamaeleo vulgaris. Mitteldarmanfang eines zweiten Exemplares. Obj. 1, Ok. 0.

Fig. 56. Chamaeleo vulgaris. Aus dem vorderen Mitteldarmdrittel eines dritten Tieres (Zickzackquerfalten!). Leitz Obj. 1, Ok. 0.

Tafel 26.

Fig. 57. Typhlops lineatus. Zotten des Mitteldarmanfanges, im Grunde feine Längsfaltenverbindungen sichtbar. Obj. 2, Ok. 0.

Fig. 58. Typhlops lineatus. In Längsfalten stehende Zotten mit Querbasis. Die Zotten sind schmäler geworden. Obj. 2, Ok. 0.

Fig. 59. Boa constrictor. Mitteldarmanfang. Leitz Obj. 1, Ok. 0.

Fig. 60. Boa constrictor. Späteres Mitteldarmstück. Obj. 1, Ok. 0.

Fig. 61. Boa constrictor. Durch flache Querwülste (Valvulae conniventes?) hervorgerufene Erhebungen und Zwischentäler im Fortsatzrelief des Mitteldarmanfanges (verkleinert).

Fig. 62. Boa constrictor (zweites Exemplar). Mitteldarm bald hinter dem Anfang. Unter dem Fortsatzrelief ragt ein Querwulst auf (Valvulae conniventes). Obj. 1, Ok. 0.

Fig. 63. Boa constrictor. Aus dem Mitteldarmanfang, links Netzgrundlage gut sichtbar. Obj. 1, Ok. 0.

Tafel 27.

Fig. 64. Eunectes notacus. Mitteldarmanfang mit Querwülsten, die an Valvulae conniventes erinnern (verkleinert.)

Fig. 65. Eunectes notacus. Mitteldarm, erster Anfang. Obj. 1, Ok. 0.

Fig. 66. Eunectes notacus. Stück ganz wenig danach mit unter dem eigentlichen Relief gelegenen Querwülsten (Valvulae conniventes?). Obj. 1, Ok. 0.

Fig. 67. Eunectes notacus. Spätes Mitteldarmrelief. Obj, 1, Ok. 0.

Tafel 28.

Fig. 68. Python Sebae. Aus dem Mitteldarmanfang. Obj. 1, Ok. 0.

Fig. 69. Python Sebae. Aus dem mittleren Mitteldarm. Obj. 1, Ok. 0.

Fig. 70. Python Sebae. Mitteldarmstück hinter der Mitte entnommen. Leitz Obj. 1, Ok. 0.

Fig. 71. Cylindrophis melanotus. Mitteldarm im ersten Drittel. Leitz Obj. 1, Ok. 0.

Fig. 72. Tropidonotus natrix. Mitteldarmanfang. Obj. 1, Ok. 0.

Fig. 73. Tropidonotus natrix. Etwas spätere Stelle. Obj. 1, Ok. 0.

Tafel 29.

Fig. 74. Tropidonotus natrix. Stück vom Mitteldarmende. Obj. 1, Ok. 0.

Fig. 75. Tropidonotus natrix. Enddarmrelief. Obj. 1, Ok. 0.

Fig. 76. Zamenis gemonensis. Mitteldarmanfang. Leitz Obj. 1, Ok. 0.

Fig. 77. Zamensis gemonensis. Mitteldarmende und Enddarm. Obj. 1, Ok. 0.

Fig. 78. Distira cyanocincta. Mitteldarmanfang. Obj. 1, Ok. 0.

Fig. 79. Distira cyanocincta. Etwas später gelegenes Mitteldarmstück. Obj. 1, Ok. 0.

Tafel 30.

Fig. 80. Distira cyanocincta. Mitteldarmende. Obj. 1, Ok. 0.

Fig. 81. Naja vera. Mitteldarmanfang. Leitz Obj. 1, Ok. 0.

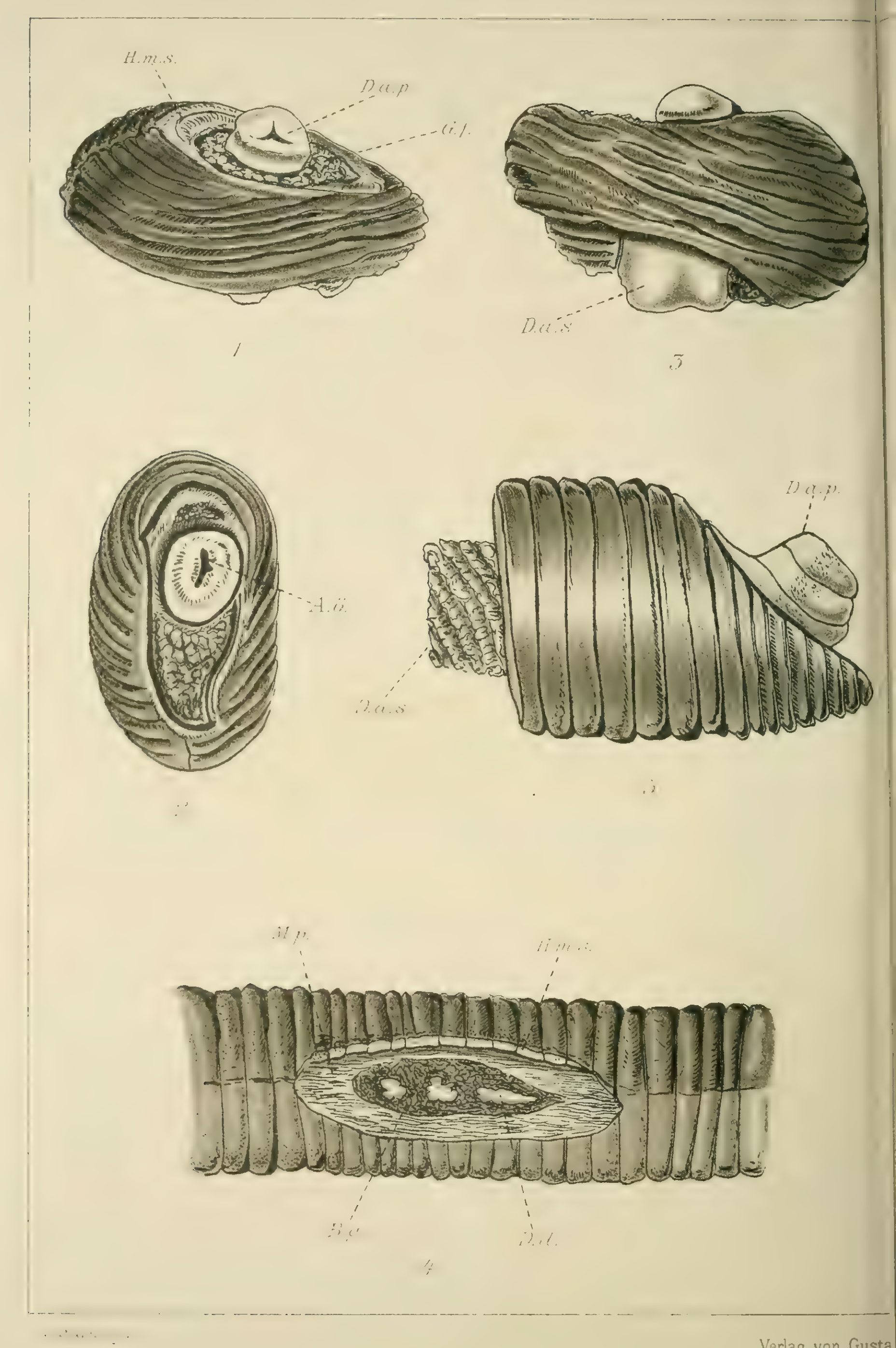
Fig. 82. Vipera berus. Mitteldarm-Enddarmgrenze. Leitz Obj. 1, Ok. 0.

Fig. 83. Cerastes cornutus. Mitteldarmanfang. Leitz Obj. 1, Ok. 0.

Fig. 84. Crotalus spec. Mitteldarmanfang. Leitz Obj. 1, Ok. 0.

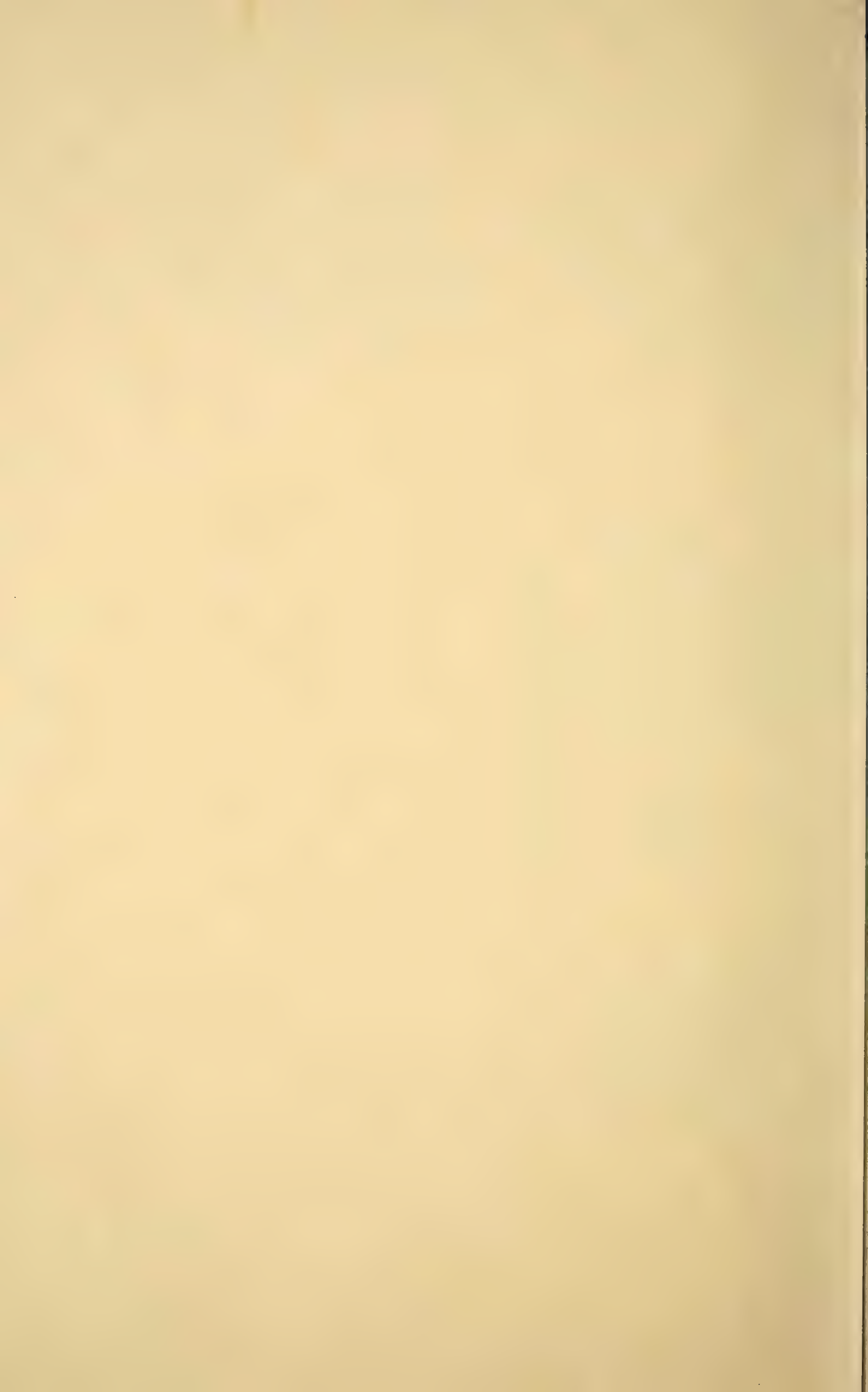
Ant. Kämpfe, Buchdruckerei, Jena.

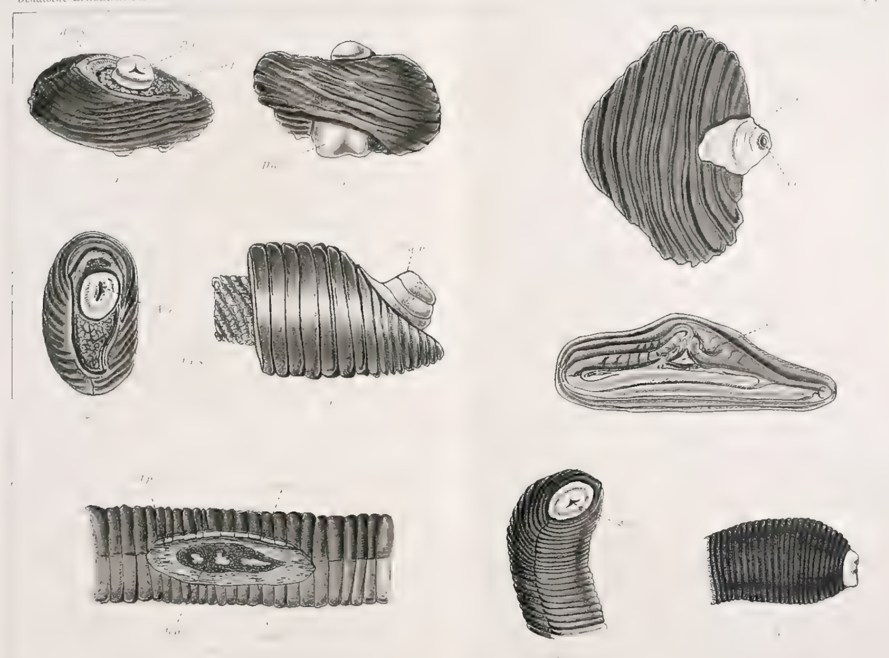




Verlag von Gusta

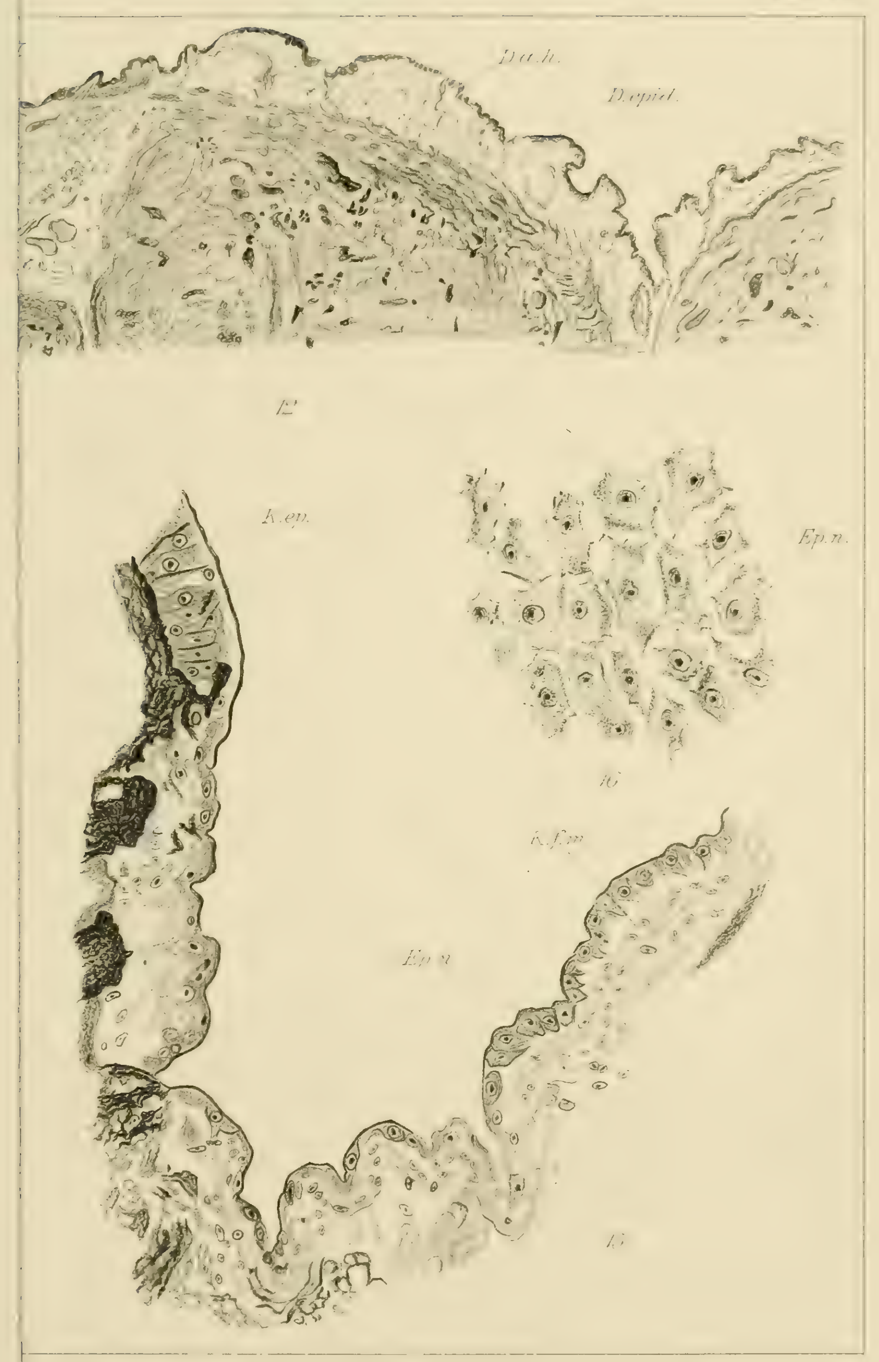

D.a.p.
A.ö.
6
A.ö.
7
M.ö.
8
9







Taf. 14.



Lith.Anst.v.K.Wesser, Jena.



Wurgler gez.

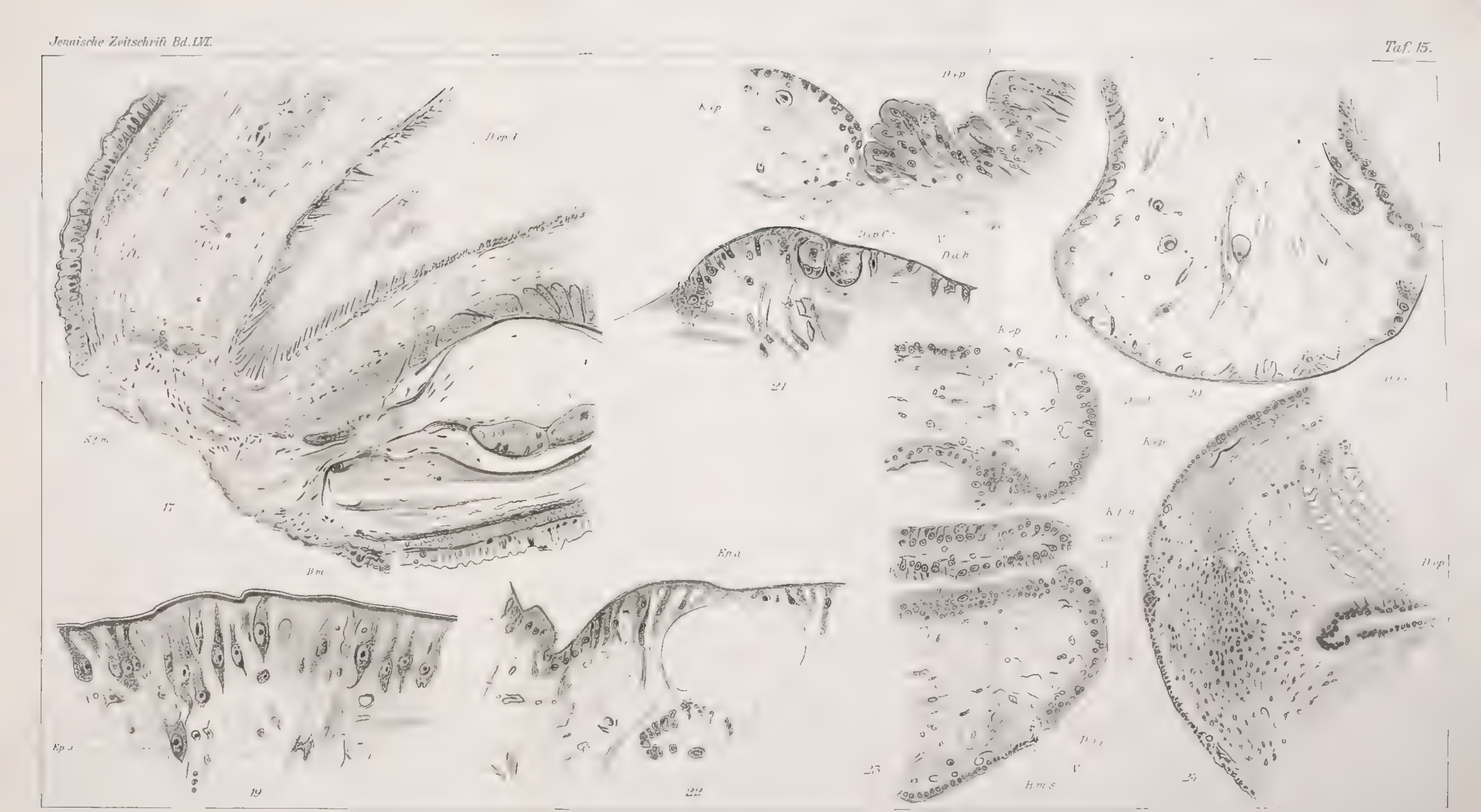
Verlag von Gustav Fischer in Jena





Lith.Anst.v.K.Wesser Jena.





Wurgler gez.

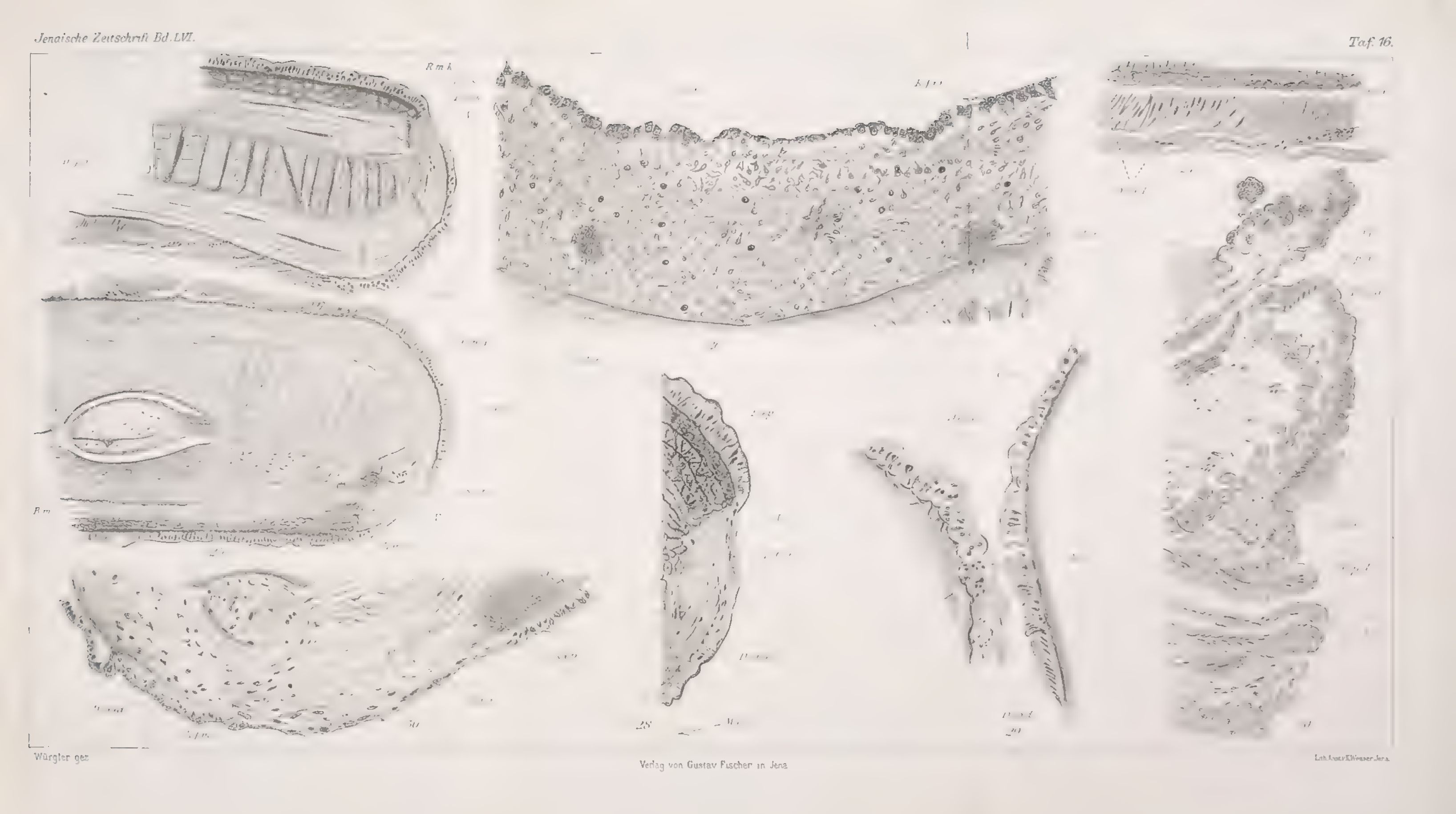
Verlag von Gustav Fischer in Jena





27
D.ep.d.
Z.k.n
D.epid.
29
Mi.
D.ep.d.



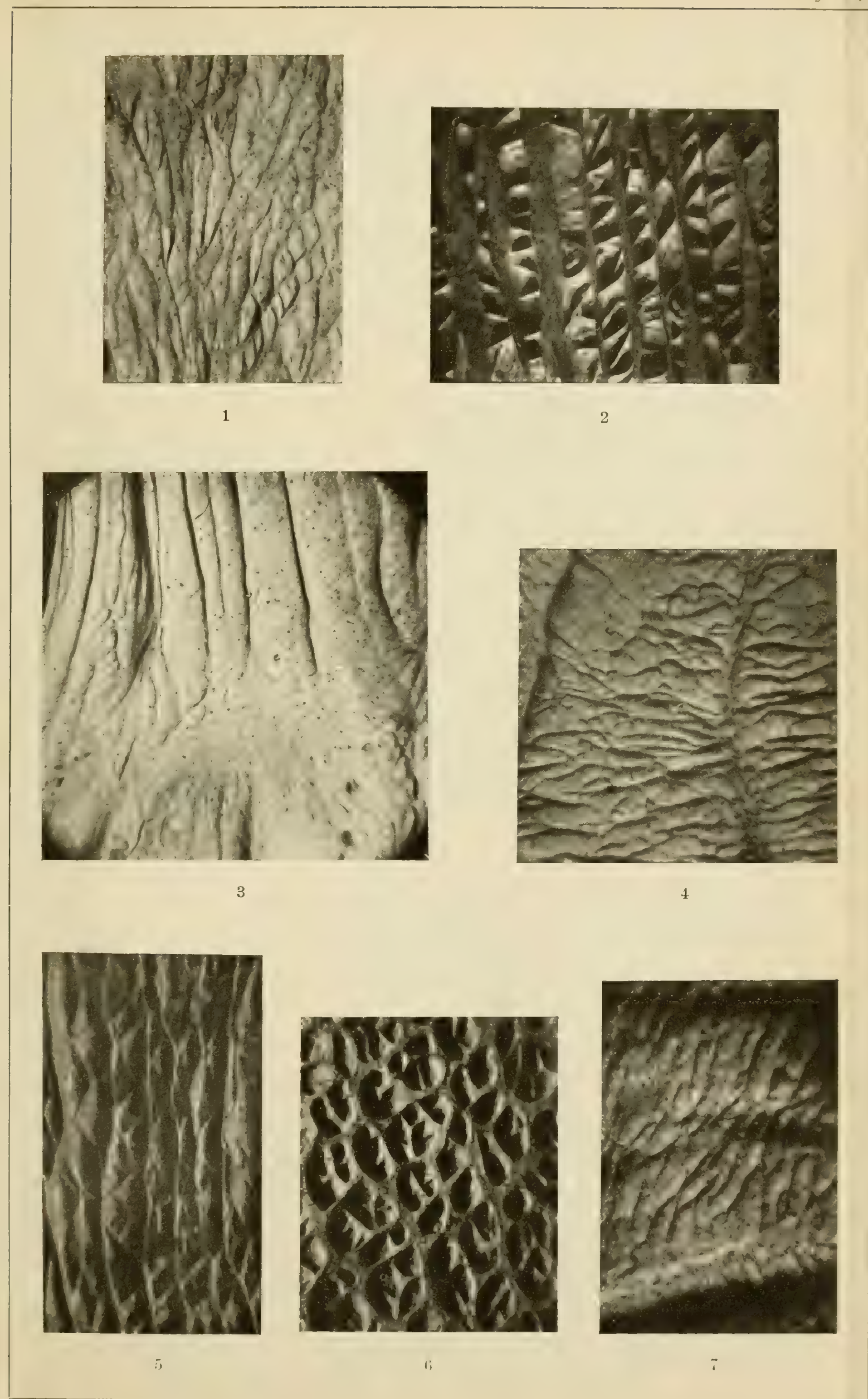


Würgler gez.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Lith Anst v. K. Wesser, Jena.

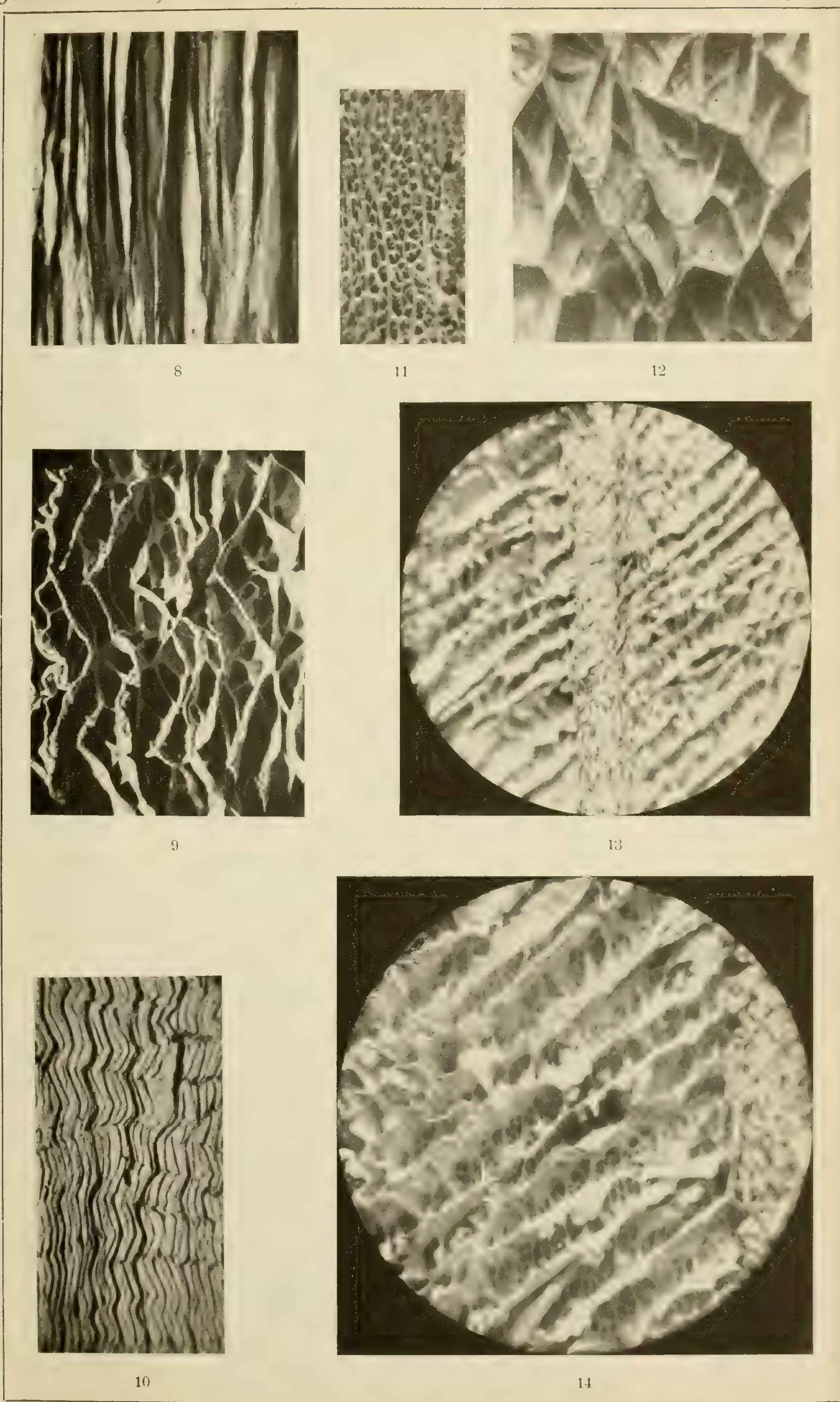




Jacobshagen.

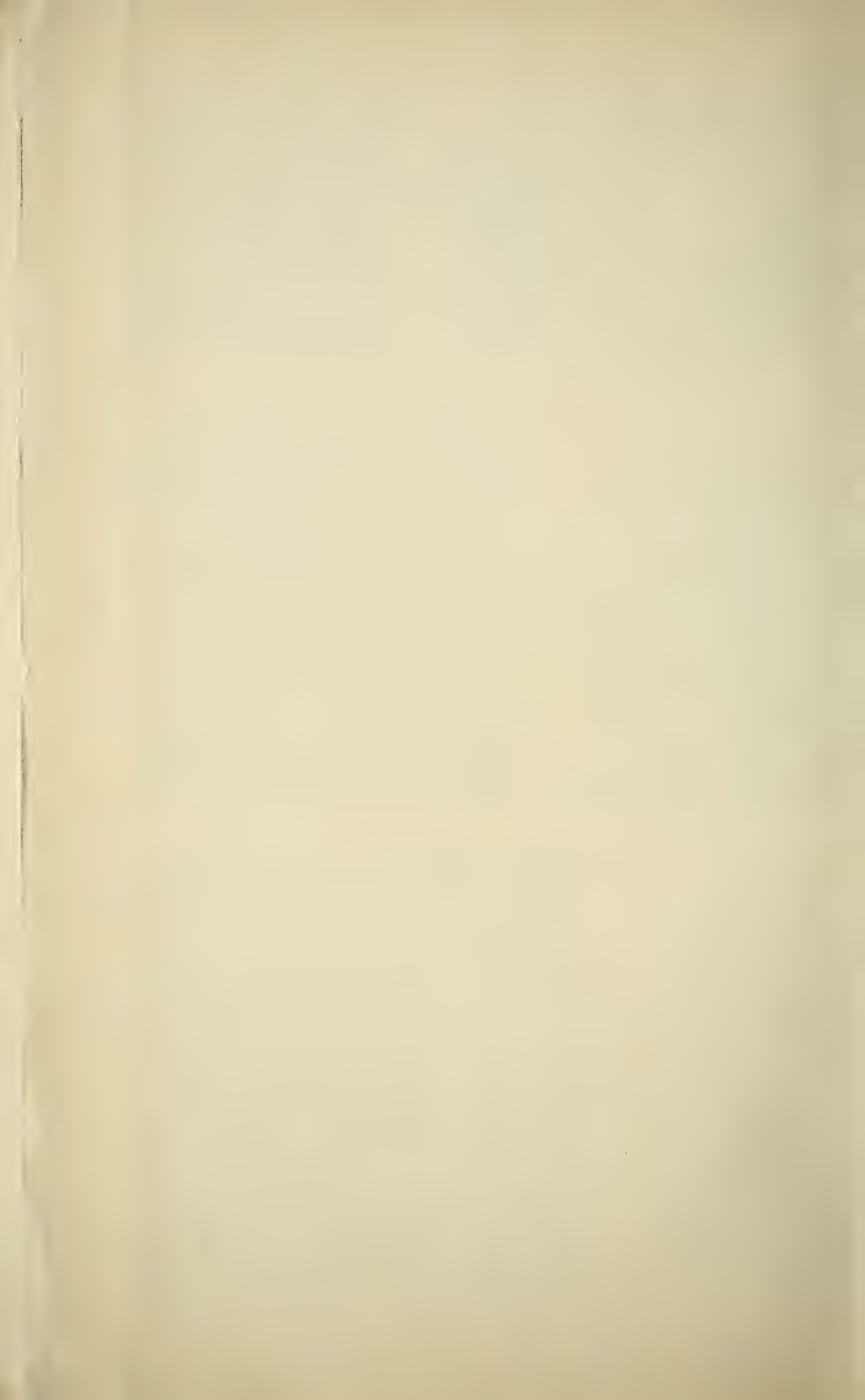
Verlag von Gustav Fischer in Jena.

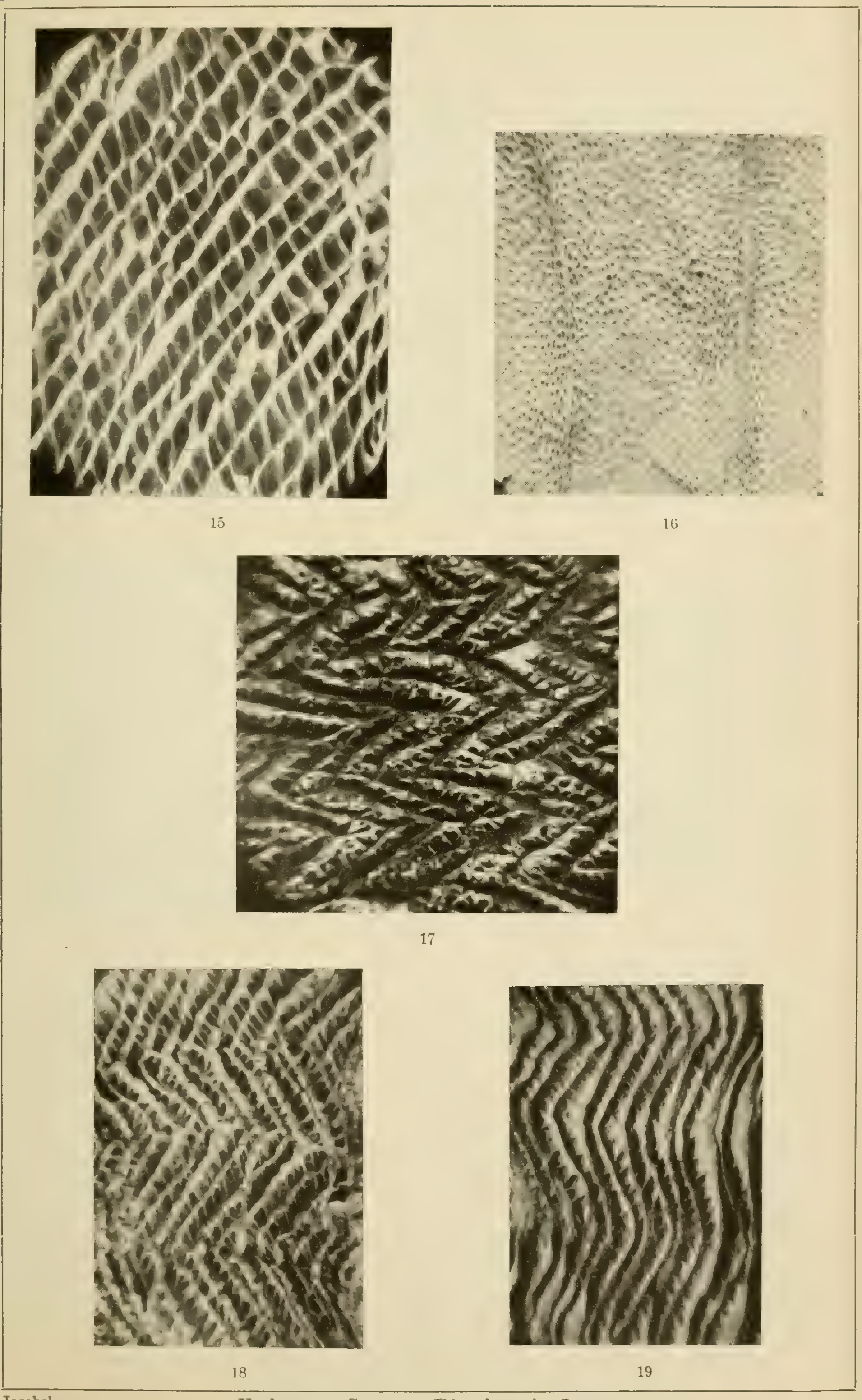




Jacobshagen.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

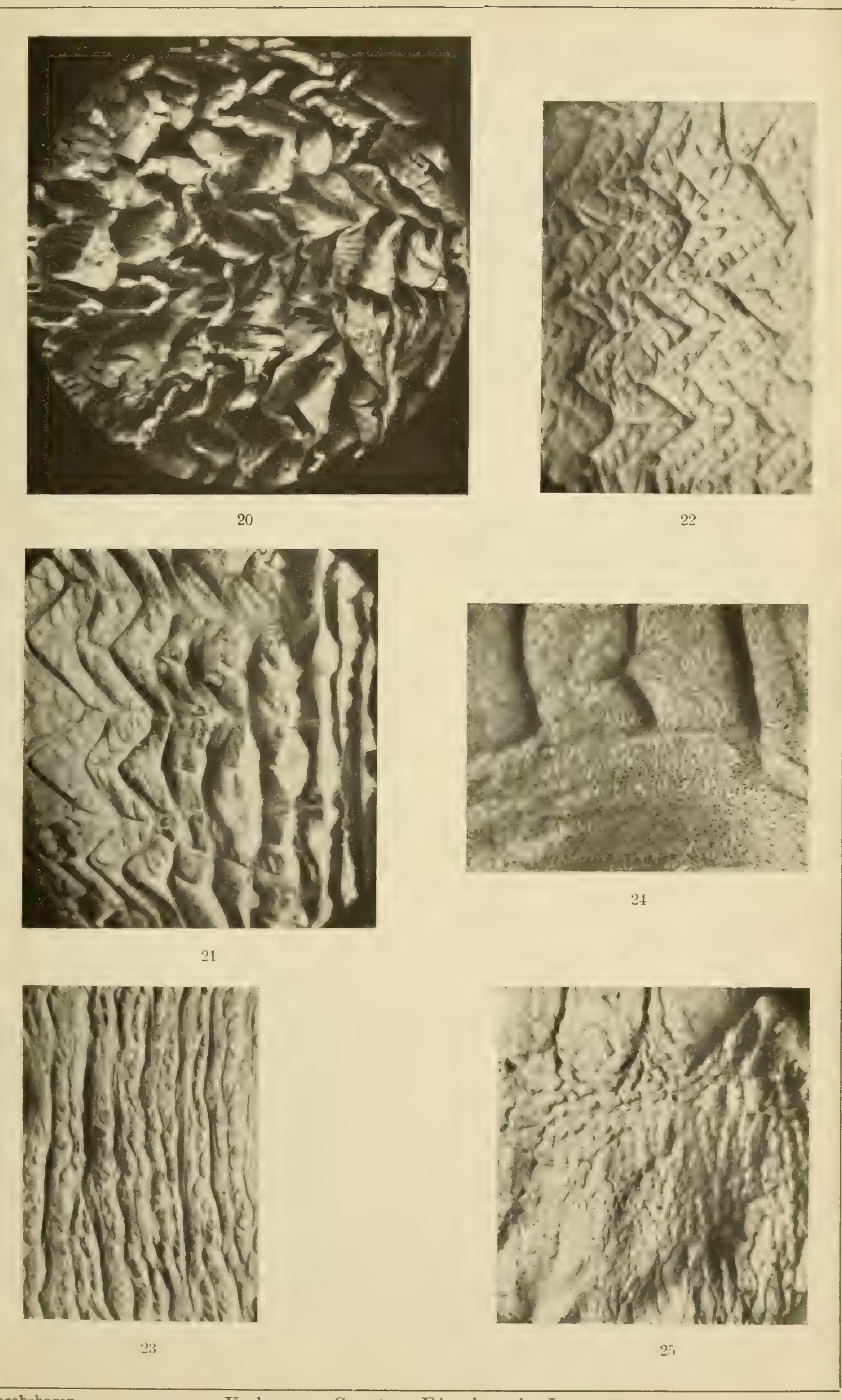




Jacobshagen.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.



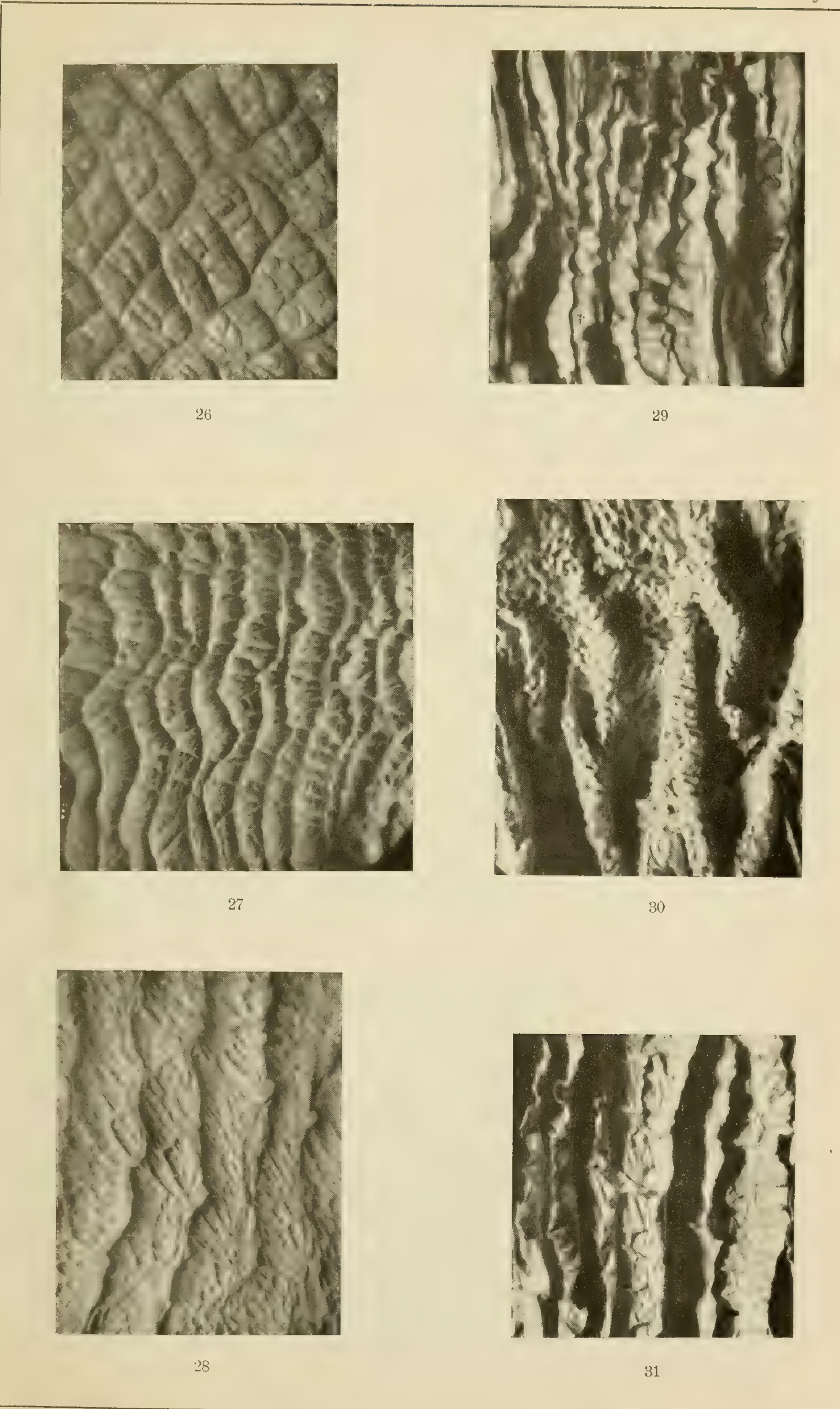


20 22 21 24 23 25

Jacobshagen.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.





26

29

27

30

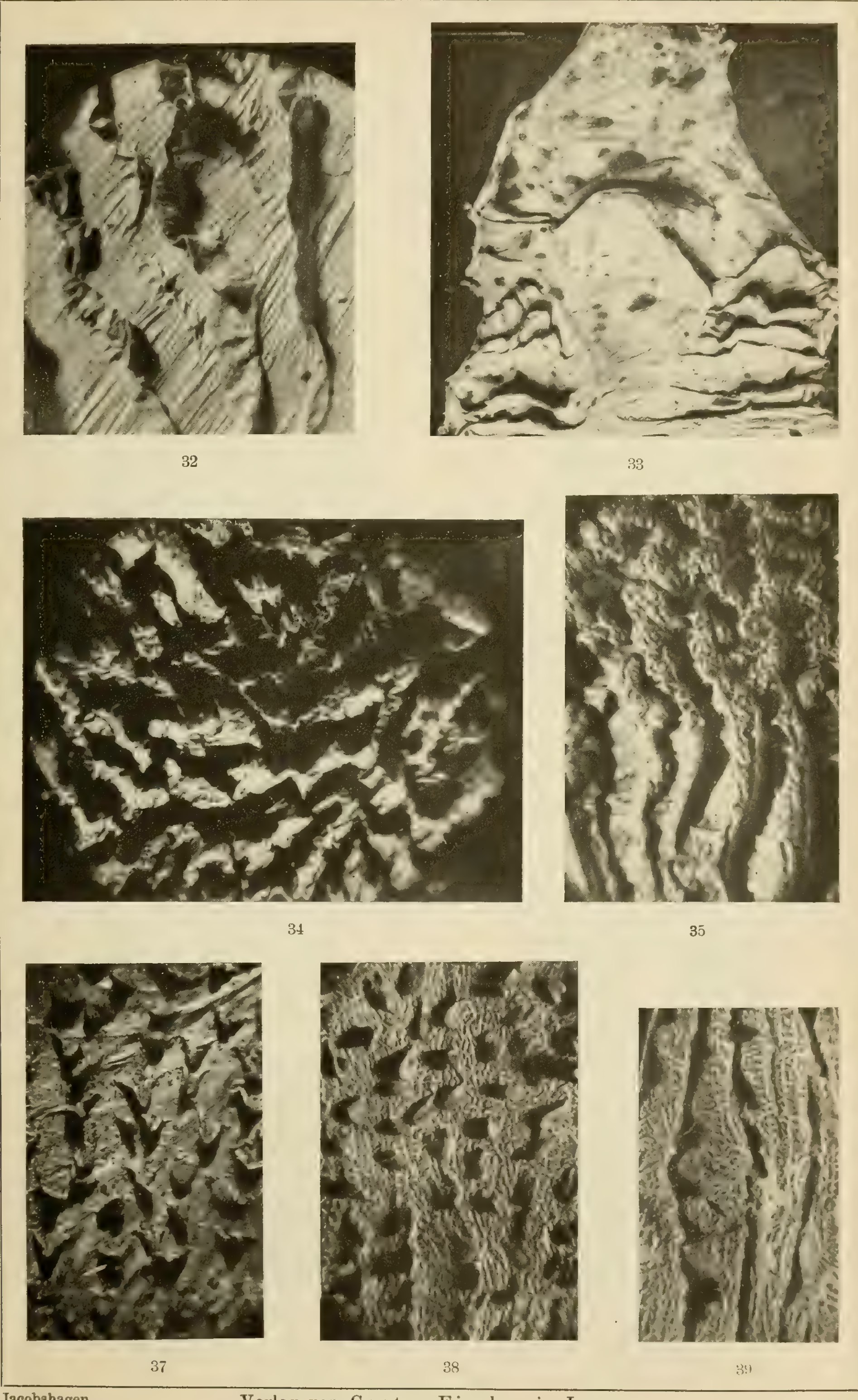
28

31

Jacobshagen.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.



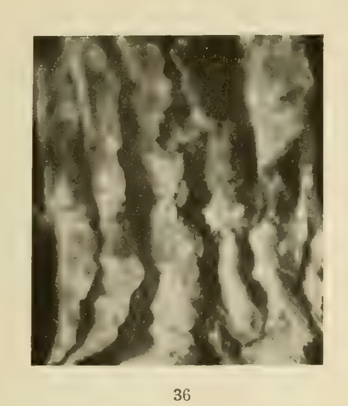


32 33 34 35 37 38 39

Jacobshagen.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.





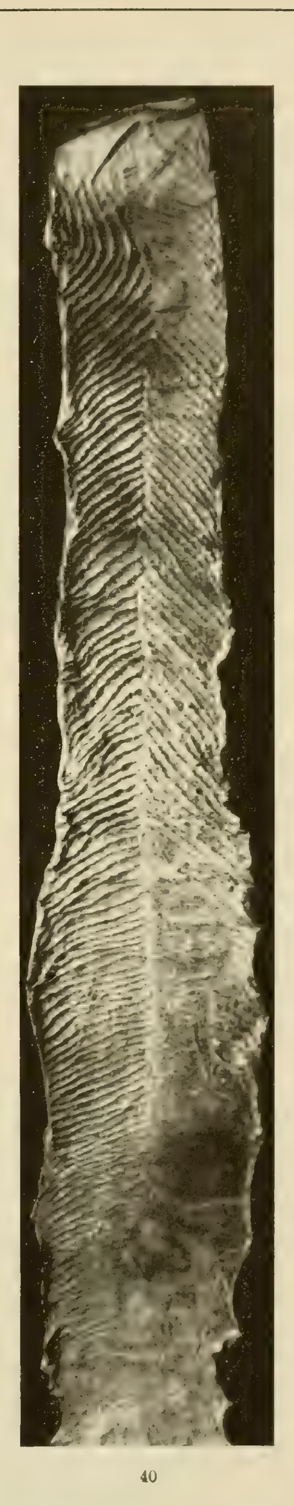
36



41



42

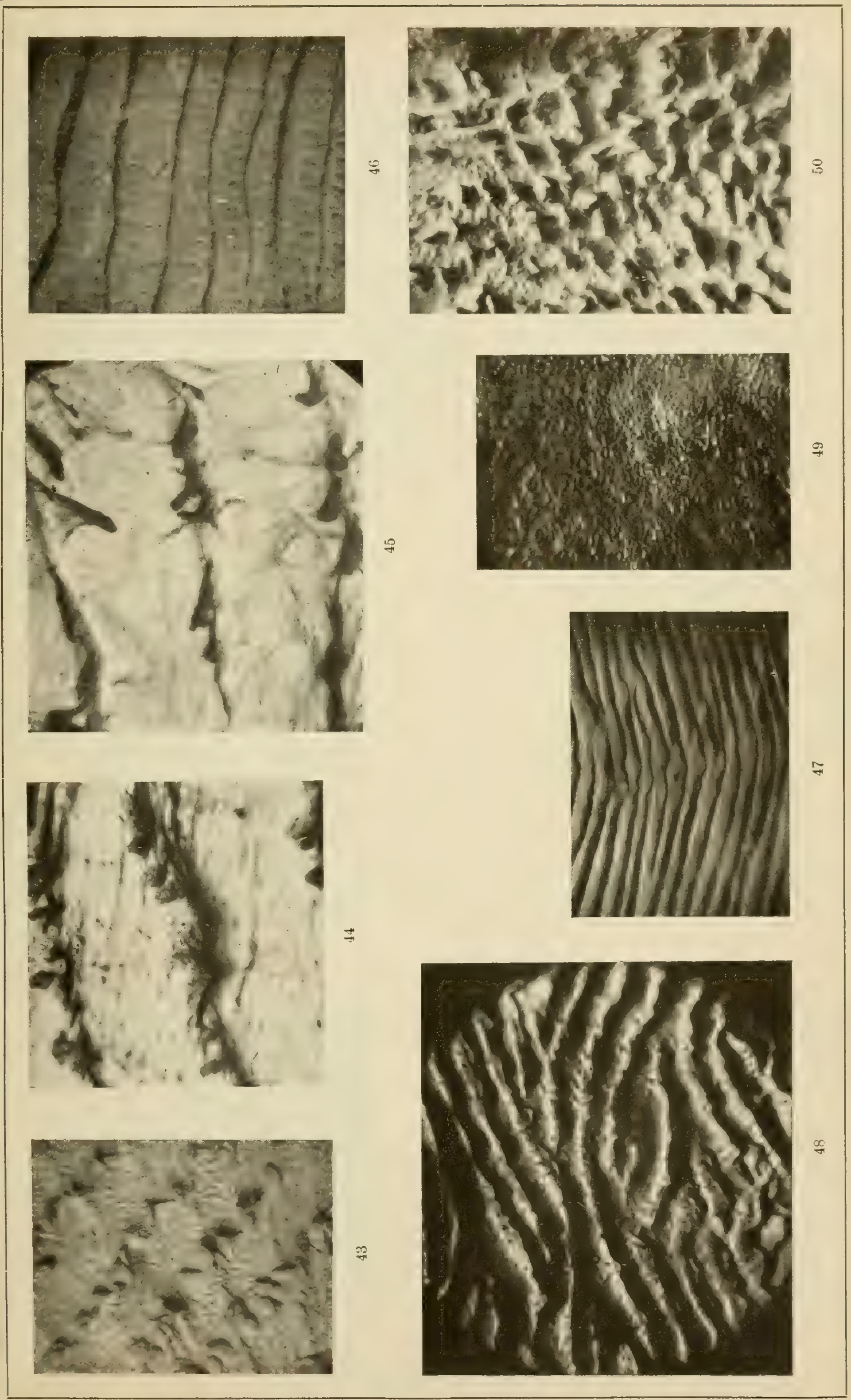


40

Jacobshagen.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

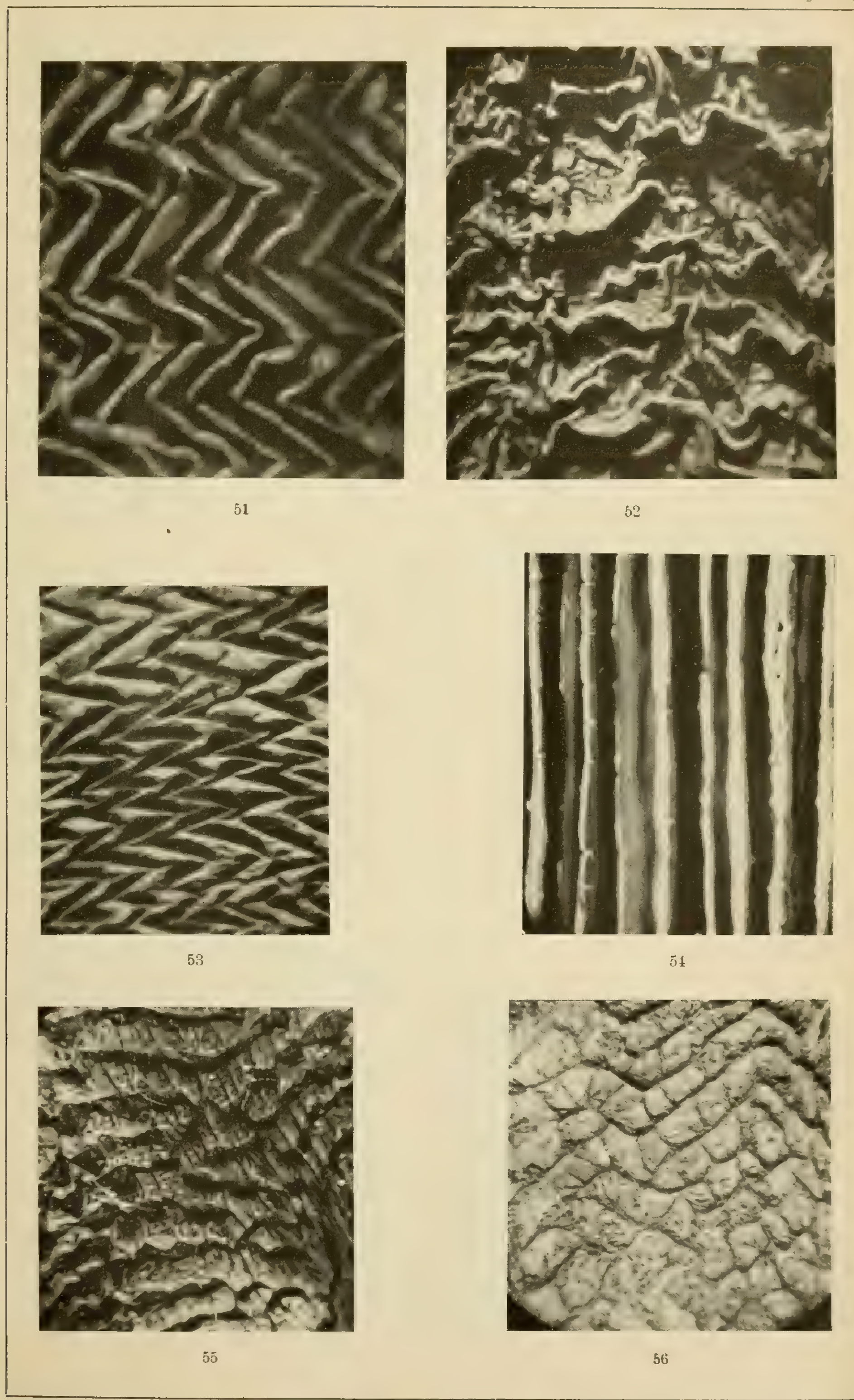




Jacobshagen.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

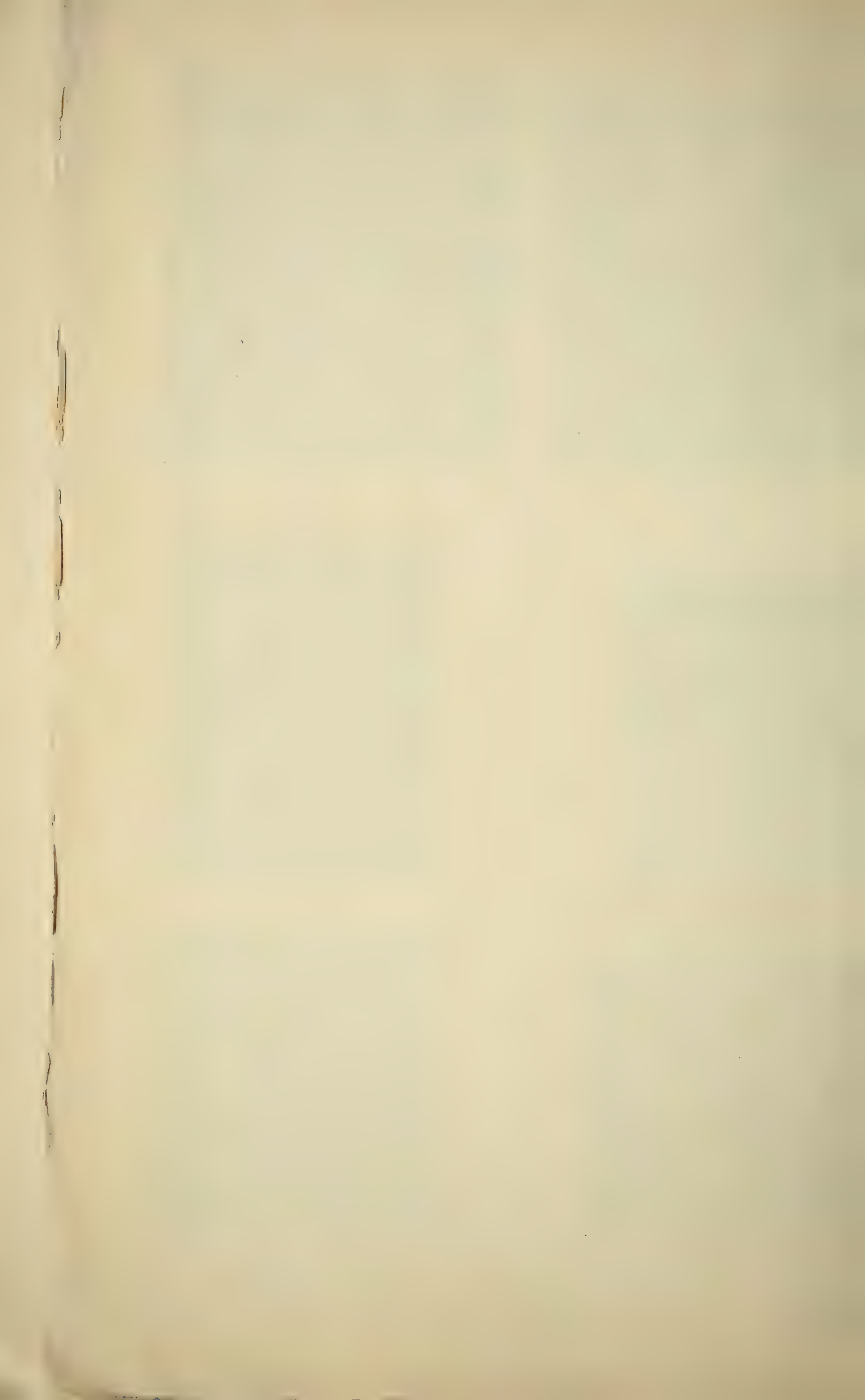


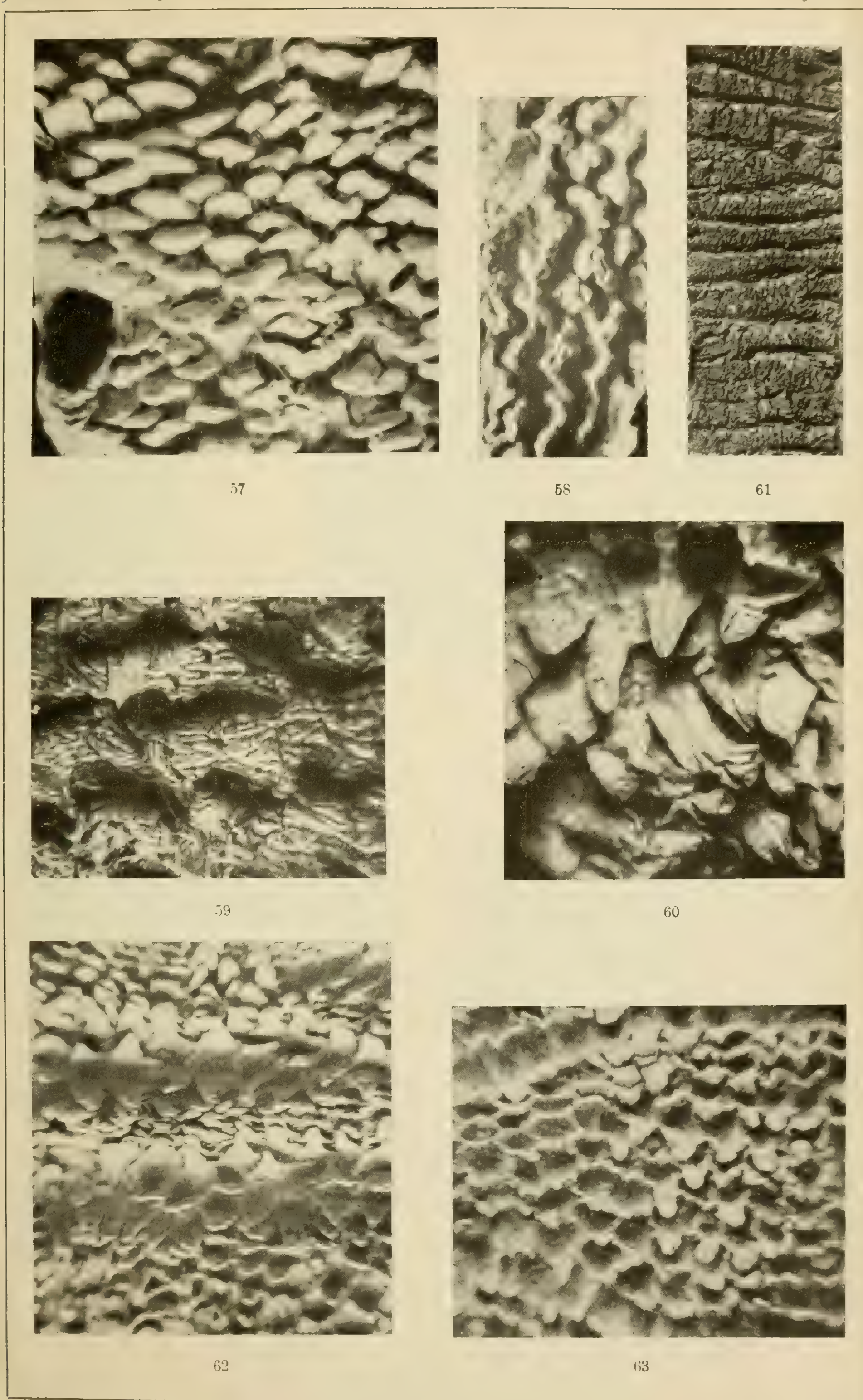


51 52 53 54 55 56

Jacobshagen.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

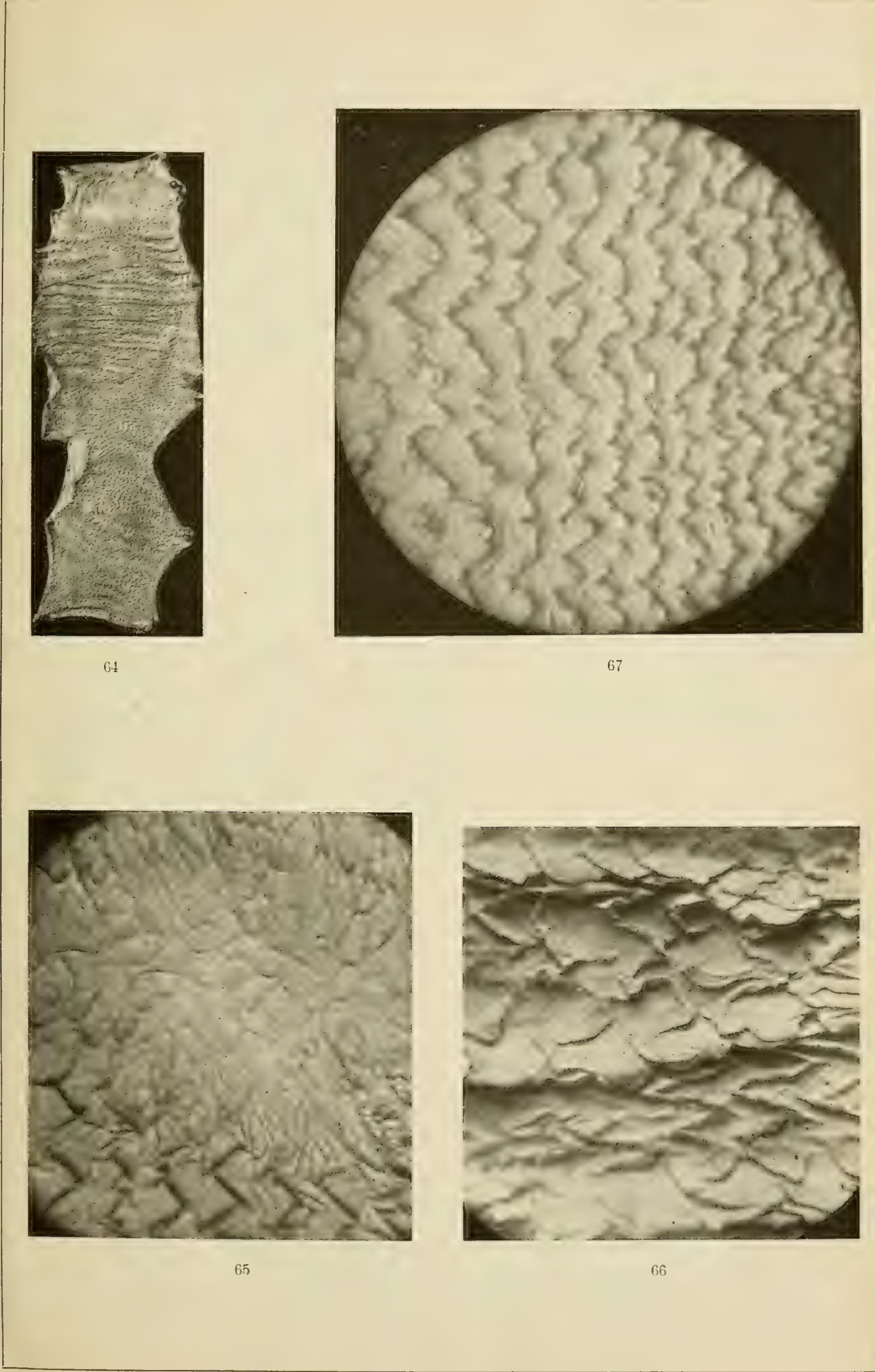




Jacobshagen.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

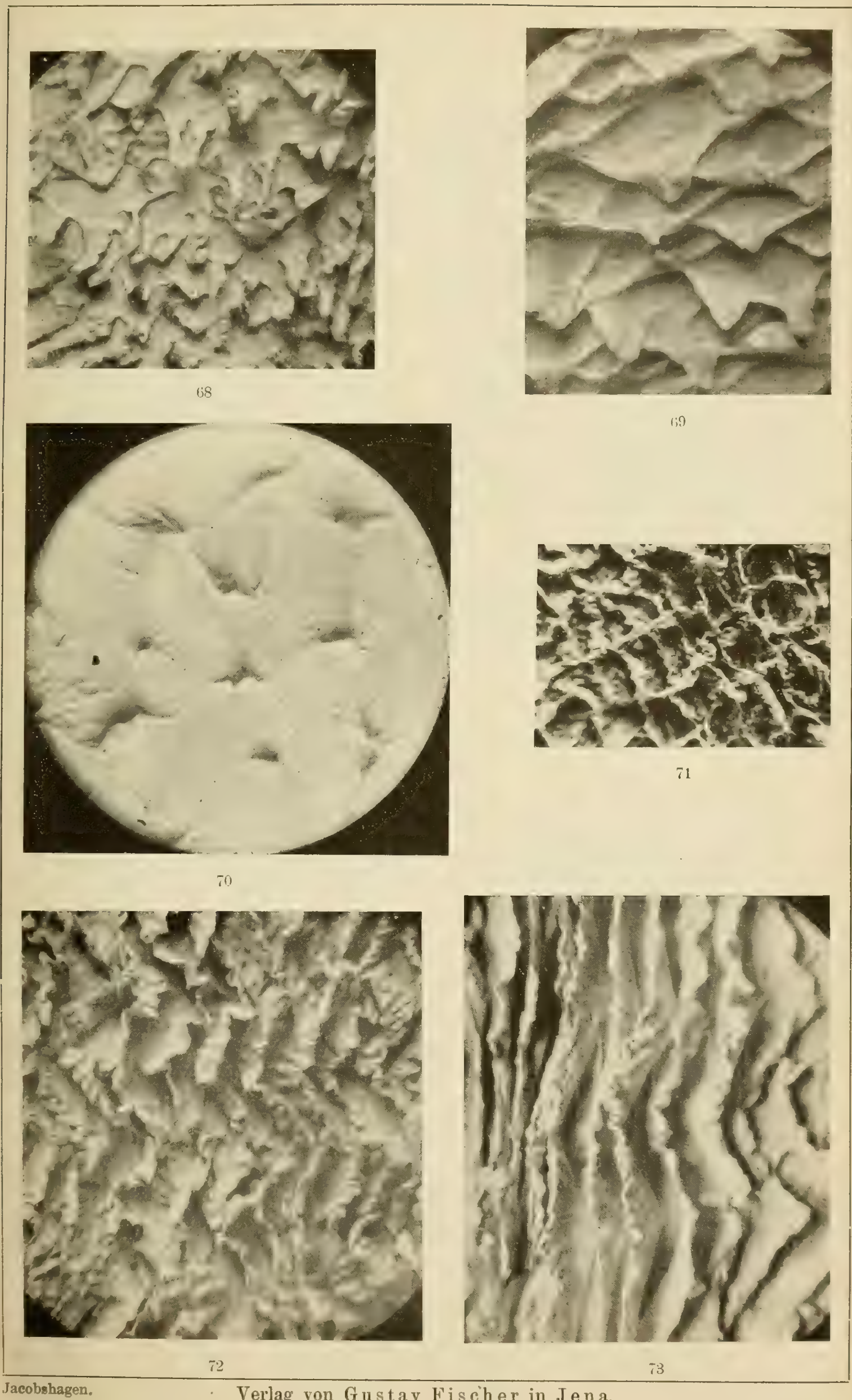




Jacobshagen.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.



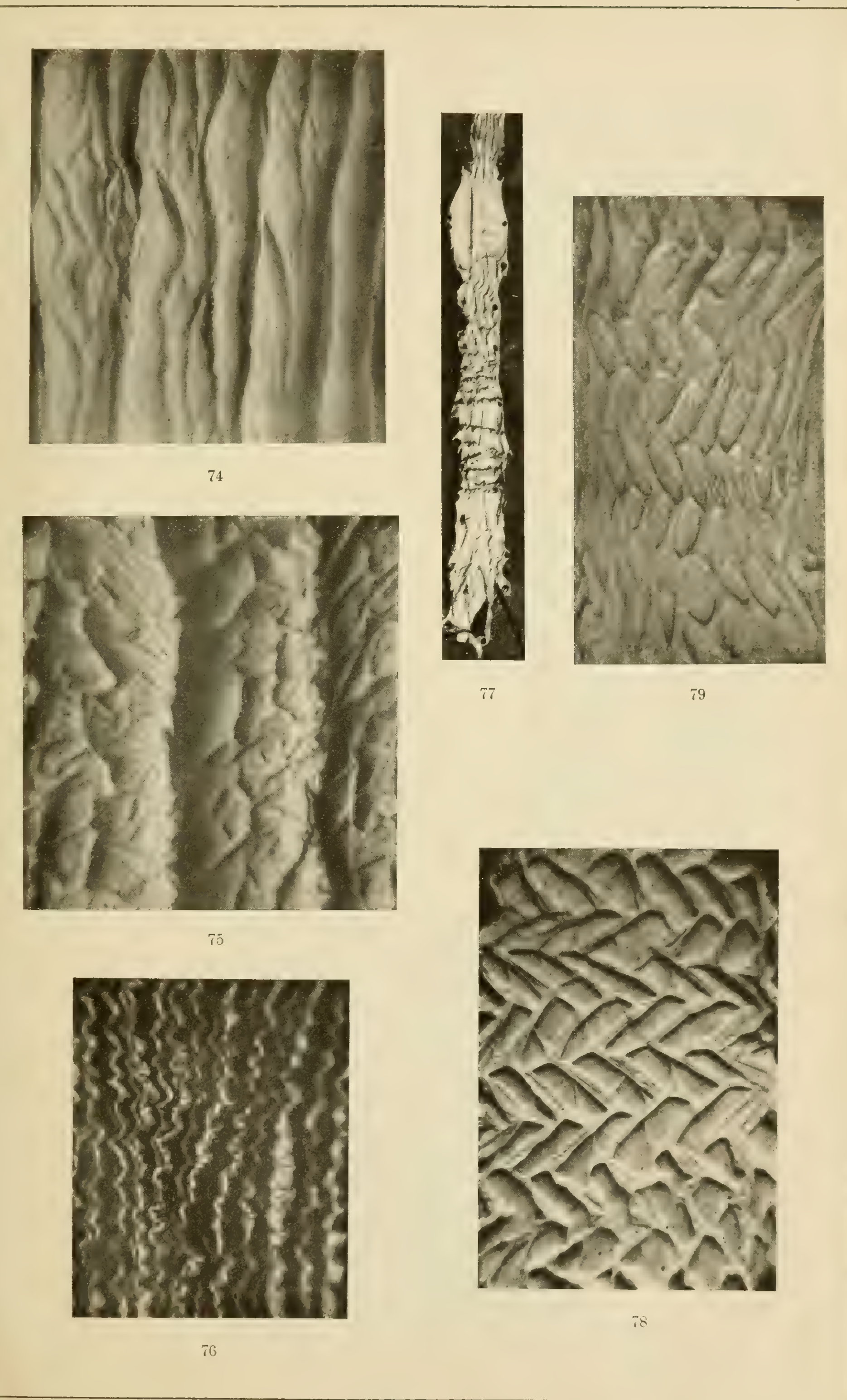


68 69 70 71 72 73

Jacobshagen.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.





74

77

79

75

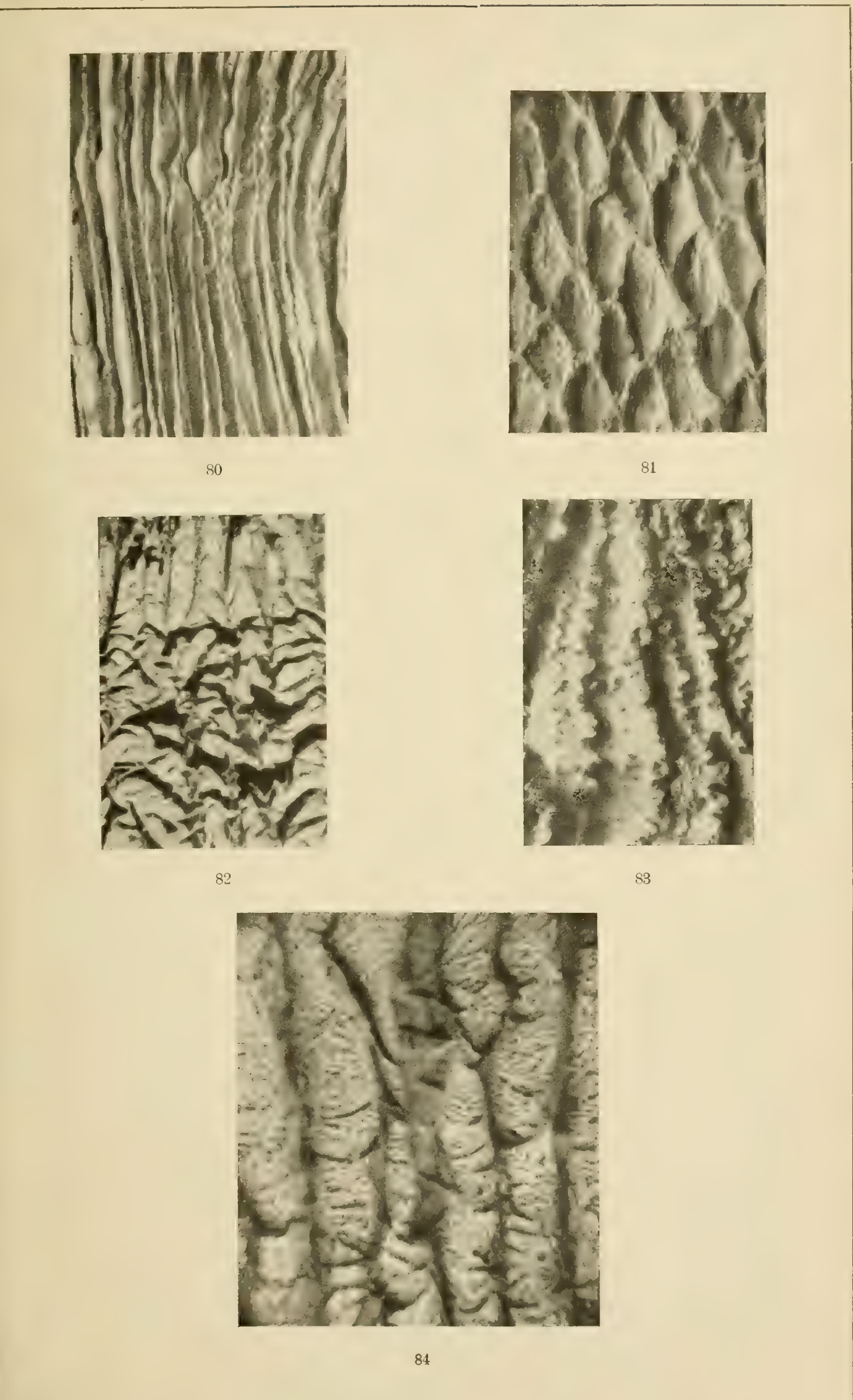
76

78

Jacobshagen.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.





80

81

82

83

84



Jenaische Zeitschrift

für

NATURWISSENSCHAFT

herausgegeben

von der

Medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft
zu Jena.

Sechsundfünfzigster Band.

Neue Folge: Neunundvierzigster Band.

Mit 30 Tafeln, 1 Bild und 75 Abbildungen im Text.



Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1919/20.

Inhalt.





Neuerscheinungen
aus dem Verlag von Gustav Fischer in Jena

Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis im Pflanzen- und Tierreiche. Von Dr. **Hans Winkler,** o. Prof. der Botanik an der Hamburgischen Universität. (VI, 231 S. gr. 8°.) 1920. Mk 18.—.

Zunächst werden unsere gegenwärtigen Kenntnisse von den Ursachen der Parthenogenesis bei Tieren und Pflanzen kritisch dargelegt und dabei besonders die neue Theorie von Ernst über „Bastardierung als Ursache der Parthenogenesis" berücksichtigt. Sie wird als nicht genügend begründet abgelehnt, besonders auch im Hinblick darauf, daß sie nicht auf die tierische Parthenogenesis anwendbar erscheint. Für diese weist Verf. nach, daß sie entgegen der Annahme der meisten Zoologen bei vielen Tieren aus den verschiedensten Verwandtschaftskreisen als alleinige Fortpflanzungsweise besteht, und mehr als die Hälfte des Werkes ist der ausführlichen kritischen Darstellung der Fortpflanzungsverhältnisse bei den Rädertieren, Wasserflöhen, Blatt-, Gall- und Schlupfwespen, Bienen, Blatt- und Schildläusen und anderen Tiergruppen gewidmet. — Als Interessenten kommen Biologen, Botaniker wie Zoologen in gleicher Weise in Betracht.

Morphologische und physiologische Analyse der Zelle der Pflanzen und Tiere. Grundzüge unseres Wissens über den Bau der Zelle und über dessen Beziehung zur Leistung der Zelle. Von Dr. **Arthur Meyer,** o. ö. Prof. der Botanik in Marburg.

Erster Teil: **Allgemeine Morphologie der Protoplasten. Ergastische Gebilde. Zytoplasma.** Mit 205 Abbildungen im Text. (XX, 629 S. gr. 8°.) 1920. Mk 38.—.

Inhalt: I. Die Zelle als Maschine. — II. Der Protoplast als Flüssigkeit. — III. Der Protoplast als wässerige Lösung. — IV. Die nackte Zelle als Emulsion, Suspension, kolloidale Lösung, molekulardisperse Lösung und einfache Flüssigkeit. — V. Die Einteilung der mikroskopisch sichtbaren Formelemente der Zelle auf Grund ihrer Bedeutung für die Leistung der Zellmaschine und auf Grund ihrer Ontogenese. — VI. Die ergastischen Einschlüsse des Protoplasten. 1. Die ergastischen Einschlüsse. 2. Die Eiweißante. 3. Kristallinische und gallertartige oder zähflüssige Kohlehydratante. 4. Die flüssigen und festen Fettante. 5. Abfallante oder Sekretante. 6. Die Zellsaftante. — VII. Das Zytoplasma. 1. Einleitung. 2. Das Zytoplasma eine optisch (mikroskopisch und ultramikroskopisch) homogene kolloidale Lösung. 3. Das Zytoplasma eine physiologisch homogene Flüssigkeit. 4. Die ergastischen Organstoffe des Zytoplasmas und der übrigen Organe des Protoplasten. 5. Der amikroskopische Bau des Zytoplasmas und der Begriff des Vitüls. 6. Die Struktur des gehärteten und gefärbten Zytoplasmas. 7. Einiges über Fixierung des gröberen Baues der Zelle. 8. Die Färbung des Protoplasten und der ergastischen Gebilde der lebenden Zelle. 9. Färberischer, mikrochemischer und makrochemischer Nachweis der in der Zelle vorkommenden Eiweißkörper. 10. Die Plasmabrücken.

Das Buch ist für Botaniker wie für Zoologen und Anatomen von großer Bedeutung.

Der Verfasser behandelt Morphologie und Stoffkunde der Zelle in enger Verbindung. Er nennt seine Arbeit eine Analyse der Zelle, denn sie sucht die mikroskopisch erkennbaren Bestandteile der Zelle ihrer allgemeinen Bedeutung für die Lebenserscheinungen zu sichten und zu ordnen und ebenso die Stoffe, welche die Protoplasten zusammensetzen, ihrer chemischen, physikalischen und biologischen Natur und Bedeutung nach zu erforschen und zu bewerten.

In diesem ersten Teile des Buches ist außer allgemeinen Erörterungen über Chemie und Morphologie der Protoplasten zuerst die Analyse der wichtigsten ergastischen Gebilde der Pflanzenzelle und der genauer untersuchten ergastischen Gebilde der tierischen Zelle enthalten.

Populäre biologische Vorträge. Von **Hans Molisch,** o. ö. Prof. und Direktor des pflanzenphysiologischen Instituts an der Universität Wien. Mit 63 Abbildungen im Text. (IV, 280 S. gr. 8°.) 1920. Mk 16.—, geb. Mk 23.—.

Inhalt: 1. Goethe als Naturforscher. 2. Eine Wanderung durch den javanischen Urwald. 3. Reiseerinnerungen aus China und Japan. 4. Das Leuchten der Pflanzen. (Mit 8 Abbild.) 5. Warmbad und Pflanzentreiberei. (Mit 4 Abbild.) 6. Ultramikroskop und Botanik. (Mit 1 Abbild.) 7. Das Erfrieren der Pflanzen. (Mit 7 Abbild.) 8. Über den Ursprung des Lebens. 9. Das Radium und die Pflanze. 10. Der Naturmensch als Entdecker auf botanischem Gebiete. 11. Der Scheintod der Pflanze. 12. Die Verwertung des Abnormen und Pathologischen in der Pflanzenkultur. 13. Biologie des atmosphärischen Staubes (Aëroplankton). 14. Die Wärmeentwicklung der Pflanze. 15. Über die Herstellung von Photographien in einem Laubblatte. 16. Über die Kunst, das Leben der Pflanzen zu verlängern. 17. Botanische Paradoxa. — Autoren-Verzeichnis.



Neuerscheinungen
aus dem Verlag von Gustav Fischer in Jena

Allgemeine Biologie

Von

Oscar Hertwig

Fünfte, verbesserte und erweiterte Auflage.

Bearbeitet von

Oscar Hertwig und **Günther Hertwig**

Direktor des anatomisch-biologischen Instituts der Universität Berlin

Privatdozent der Anatomie an der Universität Frankfurt a. M.

Mit 484 teils farbigen Abbildungen im Text.

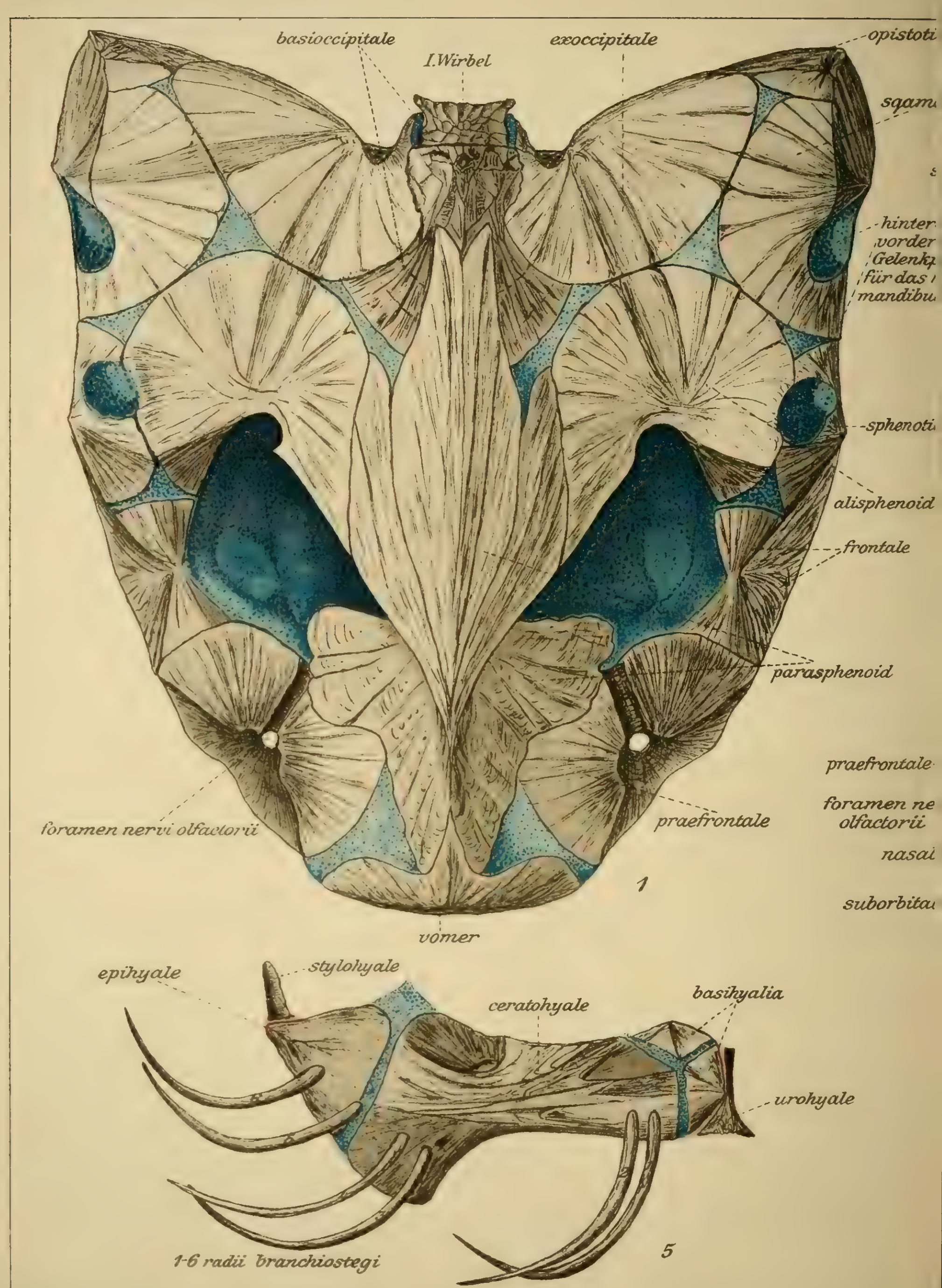
(XVI, 800 S. gr. 8°.) 1920. **Mk 45.—, geb. Mk 55.—.**

Inhalt: **I. Die Zelle als selbständiger Organismus.** 1. Geschichtliche Einleitung: (Zellentheorie, Protoplasmatheorie.) 2.—3. Die chemisch-physikalischen und morphologischen Eigenschaften der Zelle. 4.—12. Die Lebenseigenschaften der Zelle: Stoffwechsel und formative Tätigkeit. Die Bewegungserscheinungen. Das Wesen der Reizerscheinungen. Untersuchung der einzelnen Reizarten. Die Fortpflanzung der Zelle auf dem Wege der Teilung. (Der Prozeß der Kernteilung und seine verschiedenen Arten. Verschiedene Arten der Zellvermehrung und experimentelle Abänderung.) Das Problem von der Urzeugung der Zelle. Wechselwirkungen zwischen Protoplasma, Kern und Zellprodukt. Die Kernplasmarelation. Die Erscheinungen und das Wesen der Befruchtung. (Die Befruchtung und Reifung der Geschlechtszellen im Tierreich. Die Befruchtung der Phanerogamen und der Infusorien. Die verschiedene Form der Geschlechtszellen. Dis Urformen der geschlechtlichen Zeugung. Die Befruchtungsbedürftigkeit der Zellen. [Die Parthogenese oder Jungfernzeugung. Die Apogamie. Die Merogonie.] Die sexuelle Affinität. [Selbstbefruchtung. Bastardbefruchtung. Beeinflussung durch äußere Eingriffe.]) 13. Die Zelle als Anlage eines Organismus. Geschichte der älteren Entwicklungstheorien. Neuere Zeugungs- und Entwicklungstheorien. — Literatur zu Kap. 1—13. — **II. Die Zelle im Verband mit anderen Zellen.** 14. Die Individualitätsstufen im Organismenreich. 15. Artgleiche, symbiontische, parasitäre Zellvereinigung. 16. Mittel und Wege des Verkehrs der Zellen im Organismus. 17.—24. Die Theorie der Biogenesis. Die Lehre von der Spezifität der Zellen, ihren Metamorphosen und ihren verschiedenen Zuständen. Die äußeren Faktoren der organischen Entwicklung. Die inneren Faktoren der organischen Entwicklung. 25. Die im Organismus der Zelle enthaltenen Faktoren des Entwicklungsprozesses. 26. Die Geschlechtsbestimmung oder das Sexualitätsproblem. 27.—31. Hypothesen über die Eigenschaften des Idioplasma als des Trägers der Arteigenschaften. Das Problem der Vererbug. Vererbung ererbter Eigenschaften. Die Kontinuität der Generationen. Vererbung neuerworbener Eigenschaften. Die Biogenesistheorie und das biogenetische Grundgesetz. Das Prinzip der Progression in der Entwicklung. Erklärung der Unterschiede pflanzlicher und tierischer Form durch die Theorie der Biogenesis. Zusammenfassung der wesentlichen Grundsätze der Biogenesistheorie. — Literatur zu Kap. 14—31. — Register.

In der 5. Auflage der Allgemeinen Biologie von Oscar Hertwig sind größere und kleinere Änderungen und Zusätze im Hinblick auf zahlreiche, neu erschienene mikroskopische und experimentelle Untersuchungen notwendig geworden. Damit durch dieselben der frühere Umfang des Buches nicht wieder vermehrt werden sollte, hat der Verfasser das 29., 31. und 32. Kapitel der vorausgehenden Auflagen wegfallen lassen; er glaubte das um so eher tun zu können, als die dort besprochenen älteren und neueren Entwicklungstheorien auch eine zusammenfassende Darstellung in des Verfassers neuestem Werk: „Das Werden der Organismen" (2. Aufl. 1918), einem Buch, das sich in vielen Beziehungen an die „Allgemeine Biologie" anschließt, erfahren haben. Die Anzahl der Abbildungen wurde wiederum erhöht. An der Umarbeitung hat sich der auf gleichem Wissenschaftsgebiet tätige Sohn des Verfassers, Privatdozent Dr. Günther Hertwig, Assistent der Anatomie in Frankfurt a. M., beteiligt.

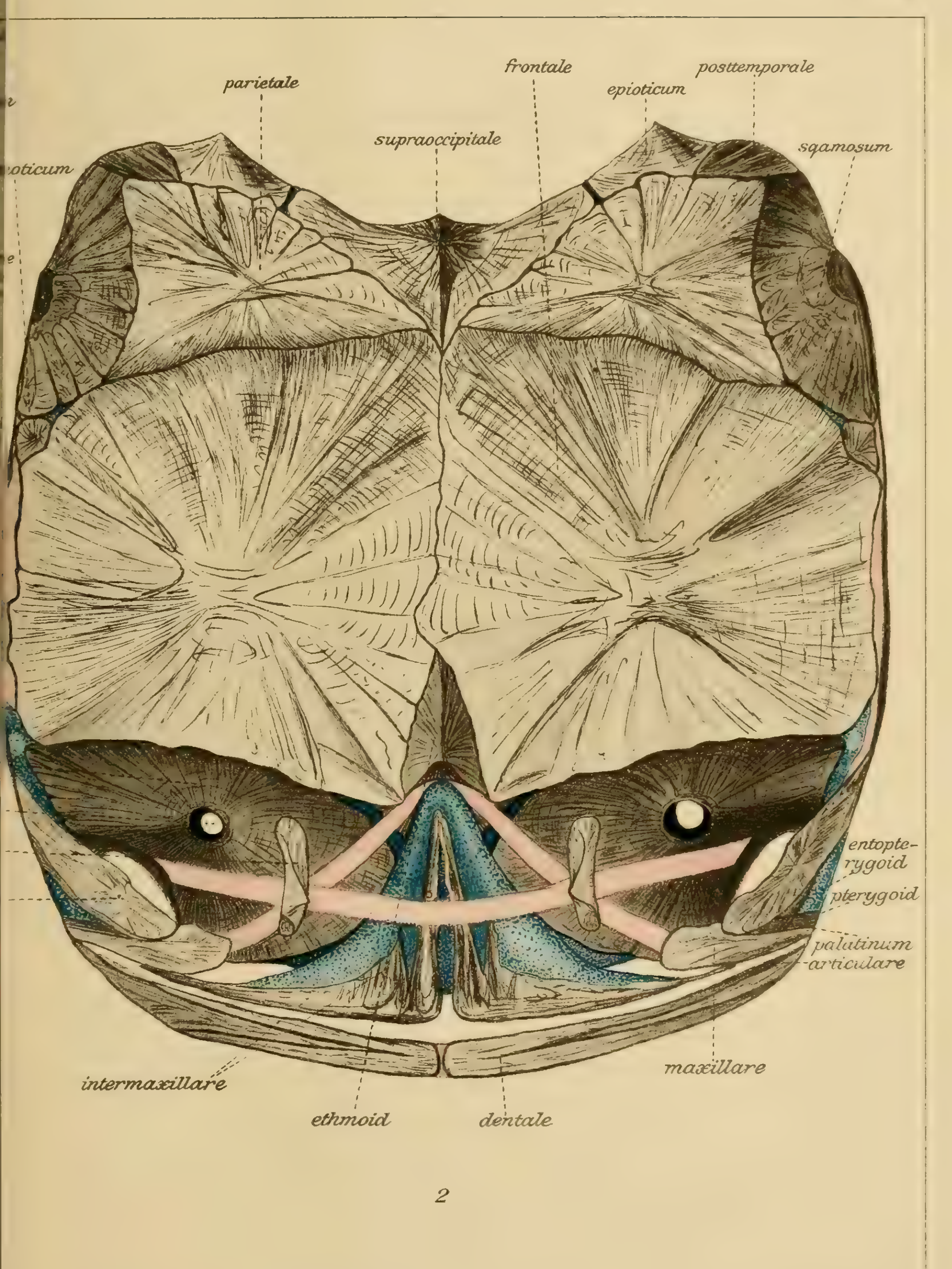
Ant. Kämpfe, Buchdruckerei, Jena.





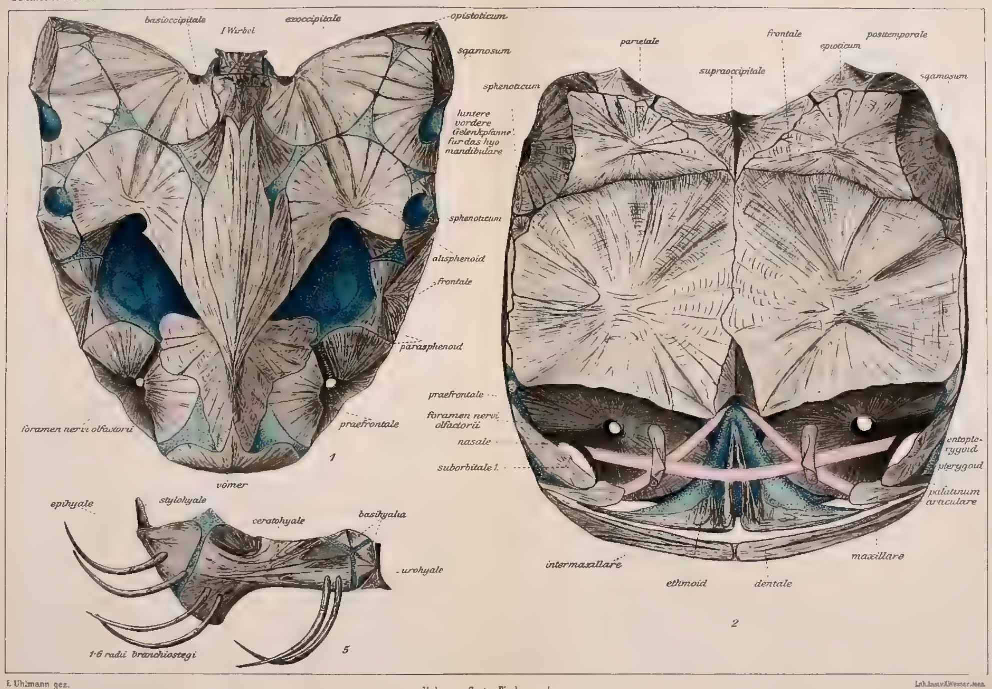
E. Uhlmann gez.

Verlag von Gust


parietale
frontale
epioticum
posttemporale
supraoccipitale
sqamosum
oticum
entopte-
rygoid
pterygoid
palatinum
articulare
maxillare
intermaxillare
ethmoid
dentale

2

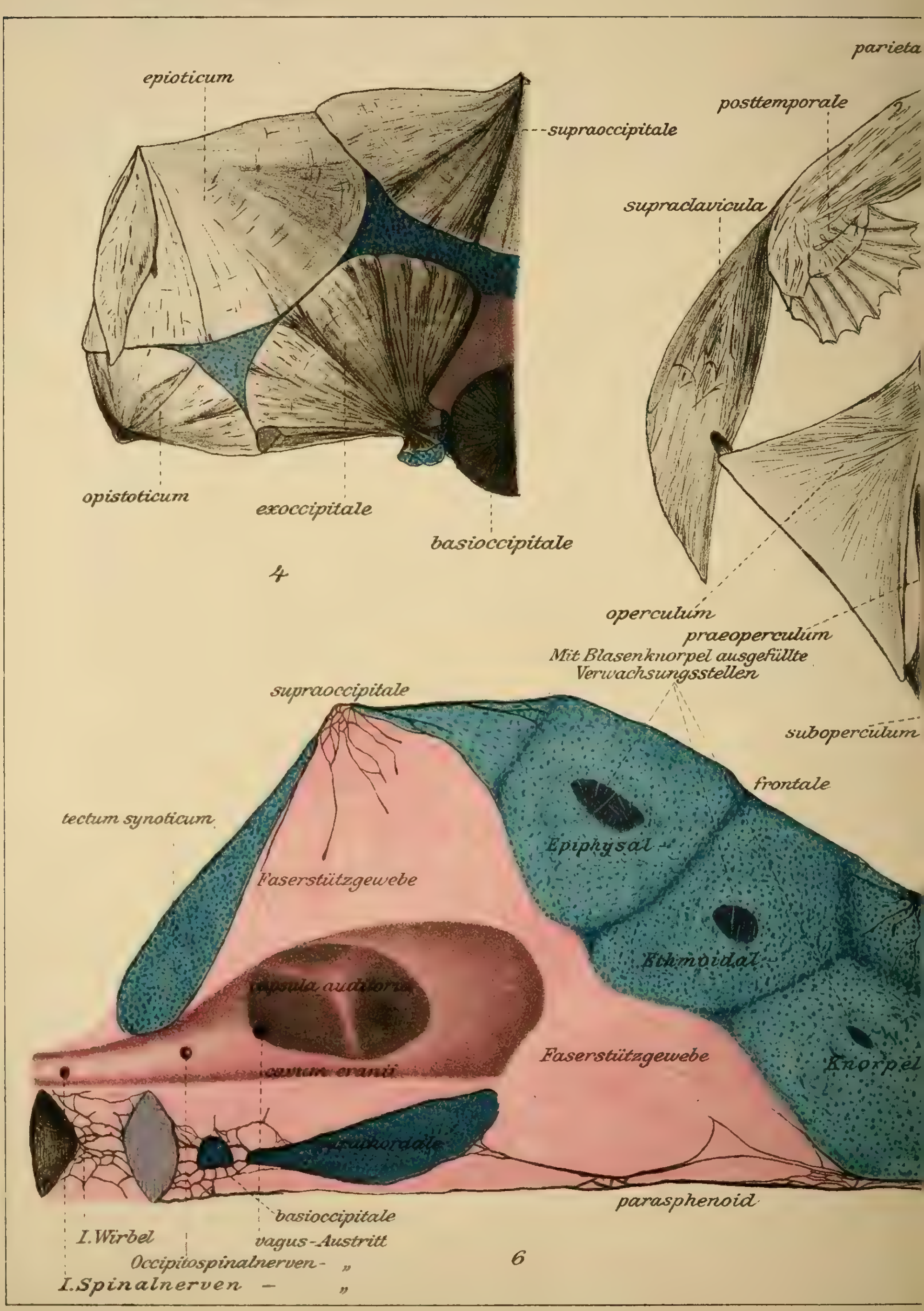


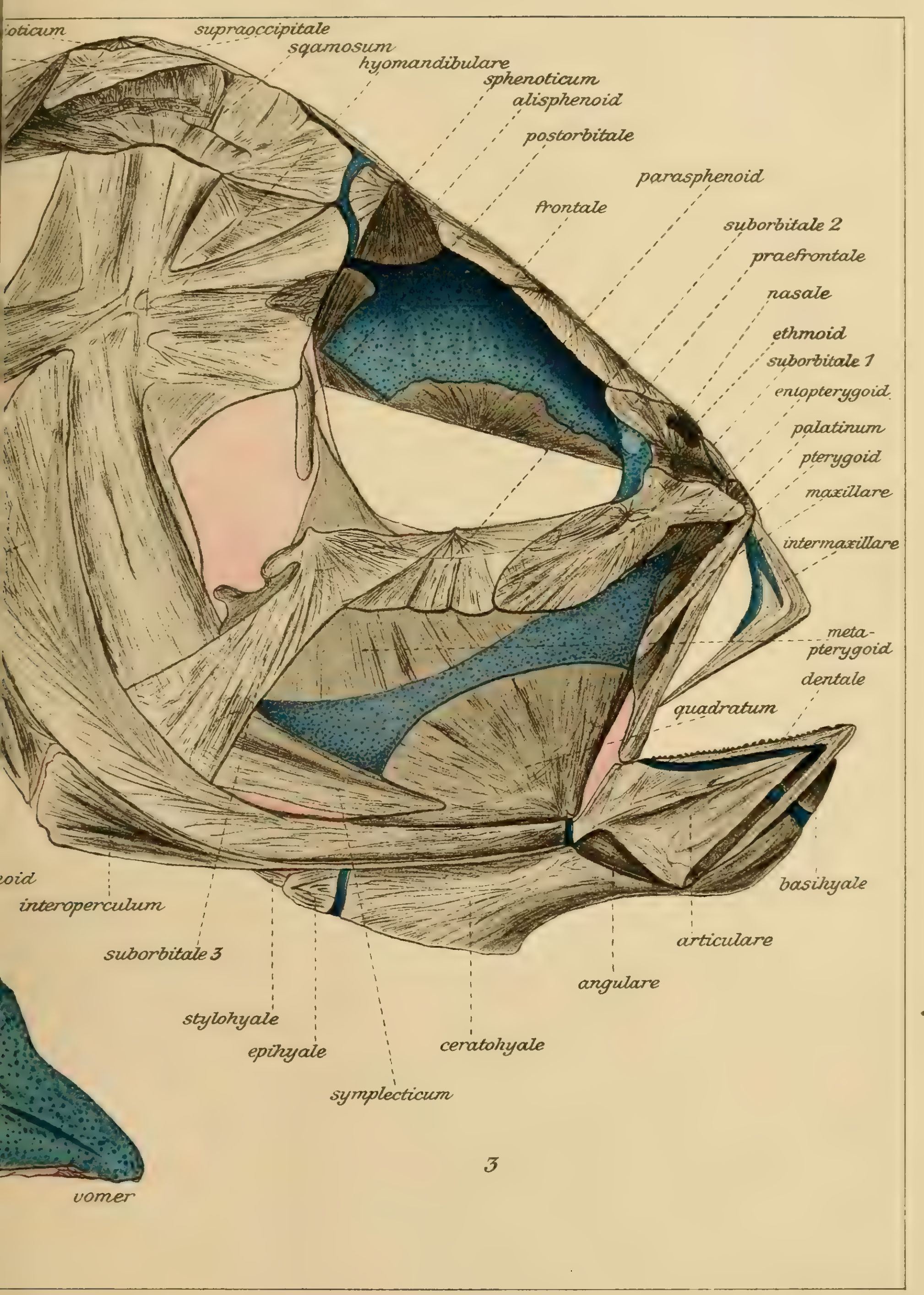


E. Uhlmann gez.
Verlag von Gustav Fischer in Jena.
Lith.Anst.v.K.Wesser, Jena.






parieta
epioticum
posttemporale
supraoccipitale
supraclavicula
opistoticum
exoccipitale
basioccipitale
4
operculum
praeoperculum
Mit Blasenknorpel ausgefüllte
Verwachsungsstellen
supraoccipitale
suboperculum
frontale
tectum synoticum
Epiphysal
Faserstützgewebe
Ethmoidal
Faserstützgewebe
Knorpel
parasphenoid
basioccipitale
I. Wirbel
vagus-Austritt
Occipitospinalnerven - „
6
I. Spinalnerven – „



3

Fischer in Jena.
Lith.Anst.v.K.Wesser, Jena.



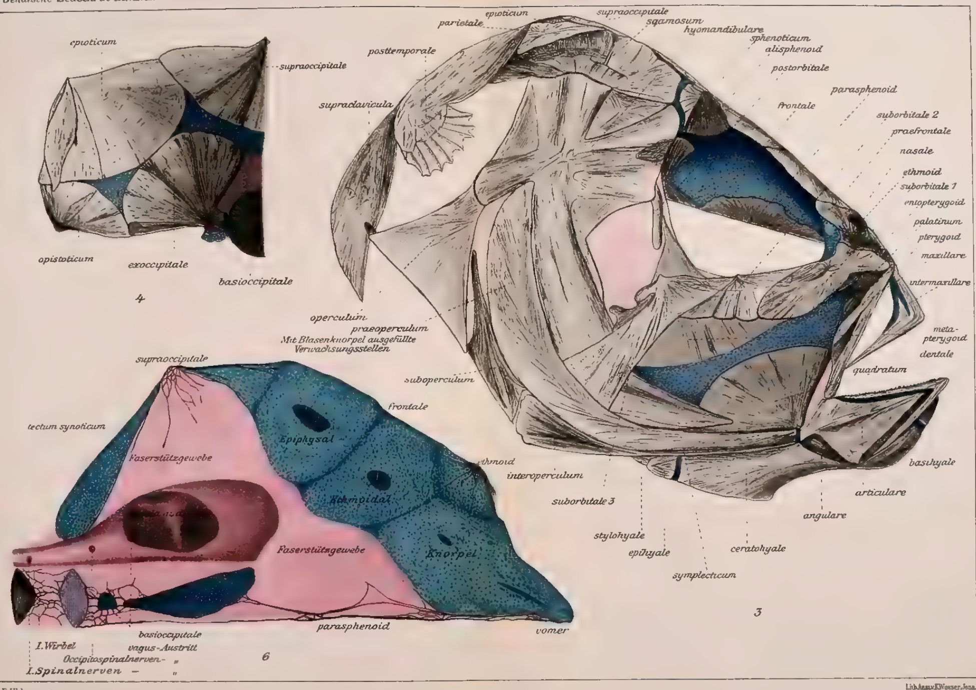

epioticum
supraoccipitale
opistoticum
exoccipitale
basioccipitale
4
parietale
epioticum
supraoccipitale
sqamosum
hyomandibulare
sphenoticum
alisphenoid
posttemporale
postorbitale
supraclavicula
frontale
parasphenoid
suborbitale 2
praefrontale
nasale
ethmoid
suborbitale 1
entopterygoid
palatinum
pterygoid
maxillare
intermaxillare
operculum
praeoperculum
Mit Blasenknorpel ausgefüllte Verwachsungsstellen
meta-pterygoid
dentale
quadratum
suboperculum
basihyale
interoperculum
articulare
suborbitale 3
angulare
stylohyale
epihyale
ceratohyale
symplecticum
3
supraoccipitale
frontale
tectum synoticum
Epiphysal
Faserstützgewebe
ethmoid
Ethmoidal
Faserstützgewebe
Knorpel
parasphenoid
vomer
basioccipitale
I. Wirbel
vagus-Austritt
Occipitospinalnerven- „
I. Spinalnerven – „
6





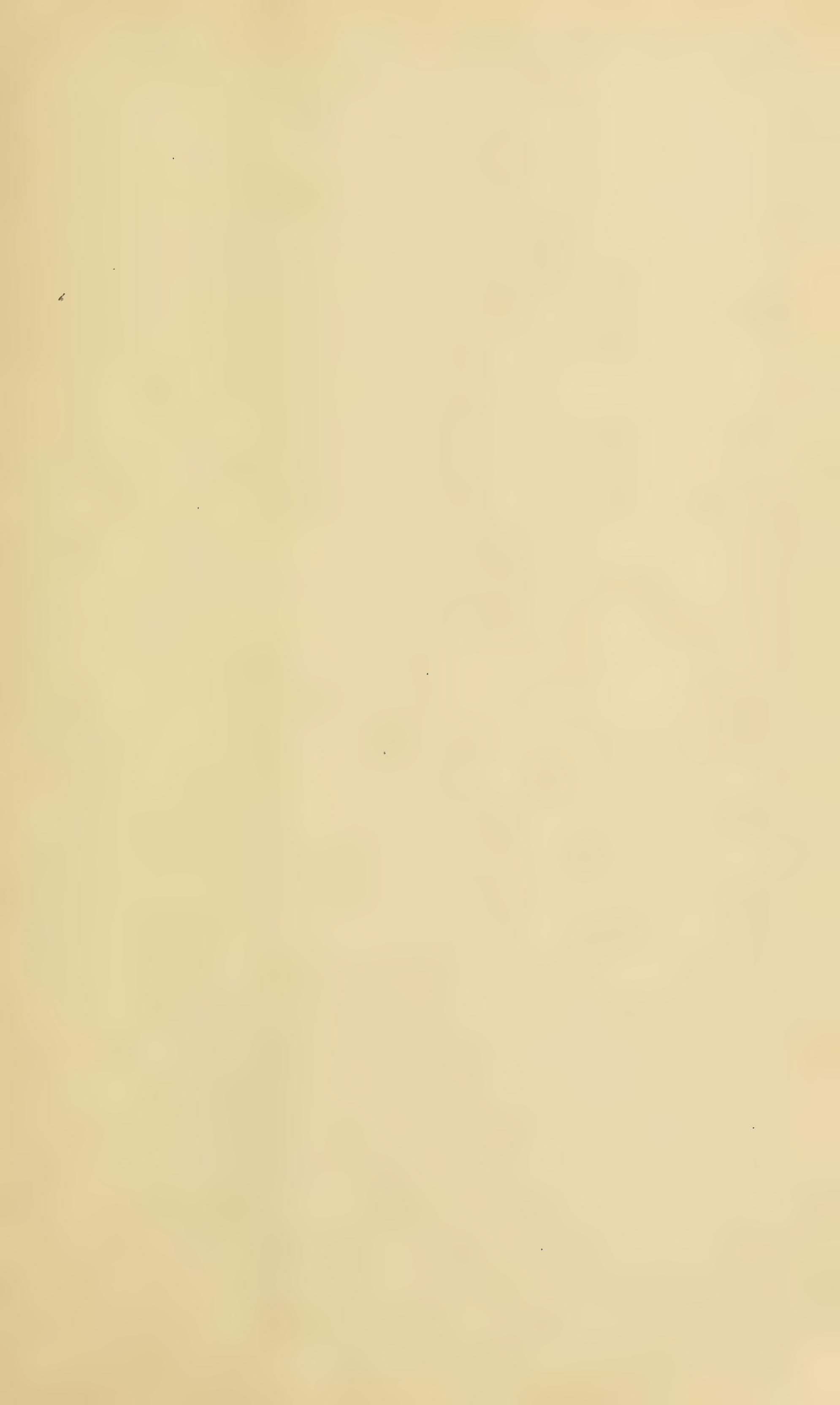
Fig. 1.

Fig. 2.

Clasing.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.





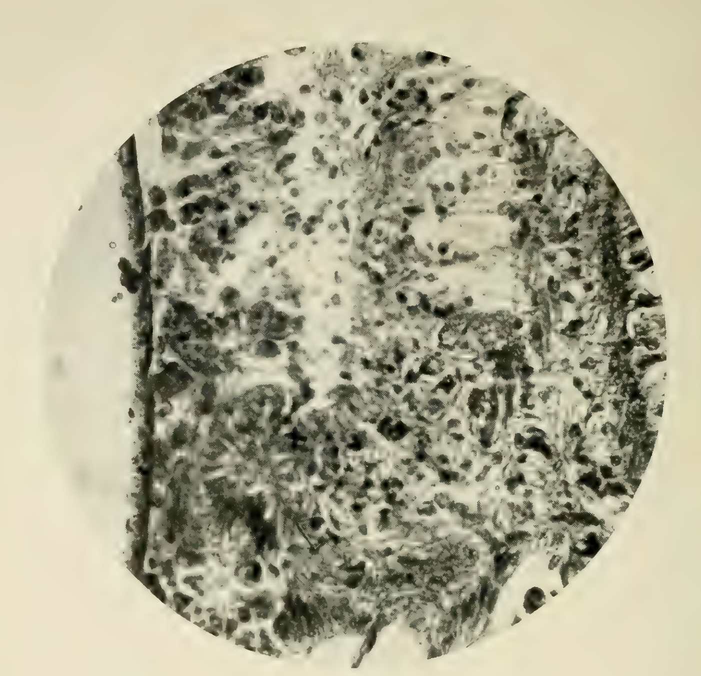


Fig. 3.



Fig. 4.

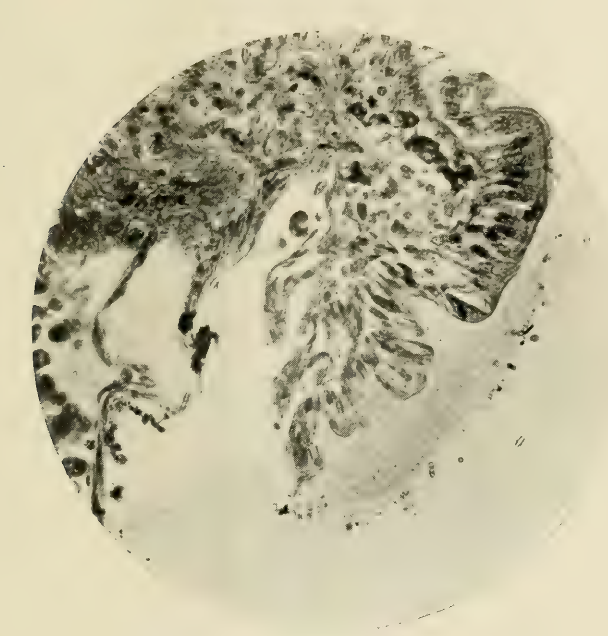


Fig. 5.



Fig. 6.







Fig. 7. Fig. 8. Fig. 9.

Fischer in Jena.




Fig. 3.


Fig. 5.

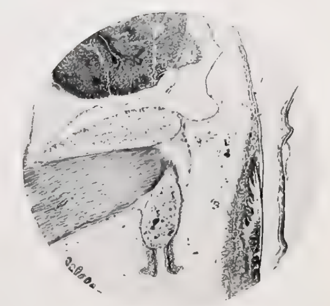
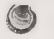

Fig. 4


Fig. 6.


Fig. 7.


Fig. 8.

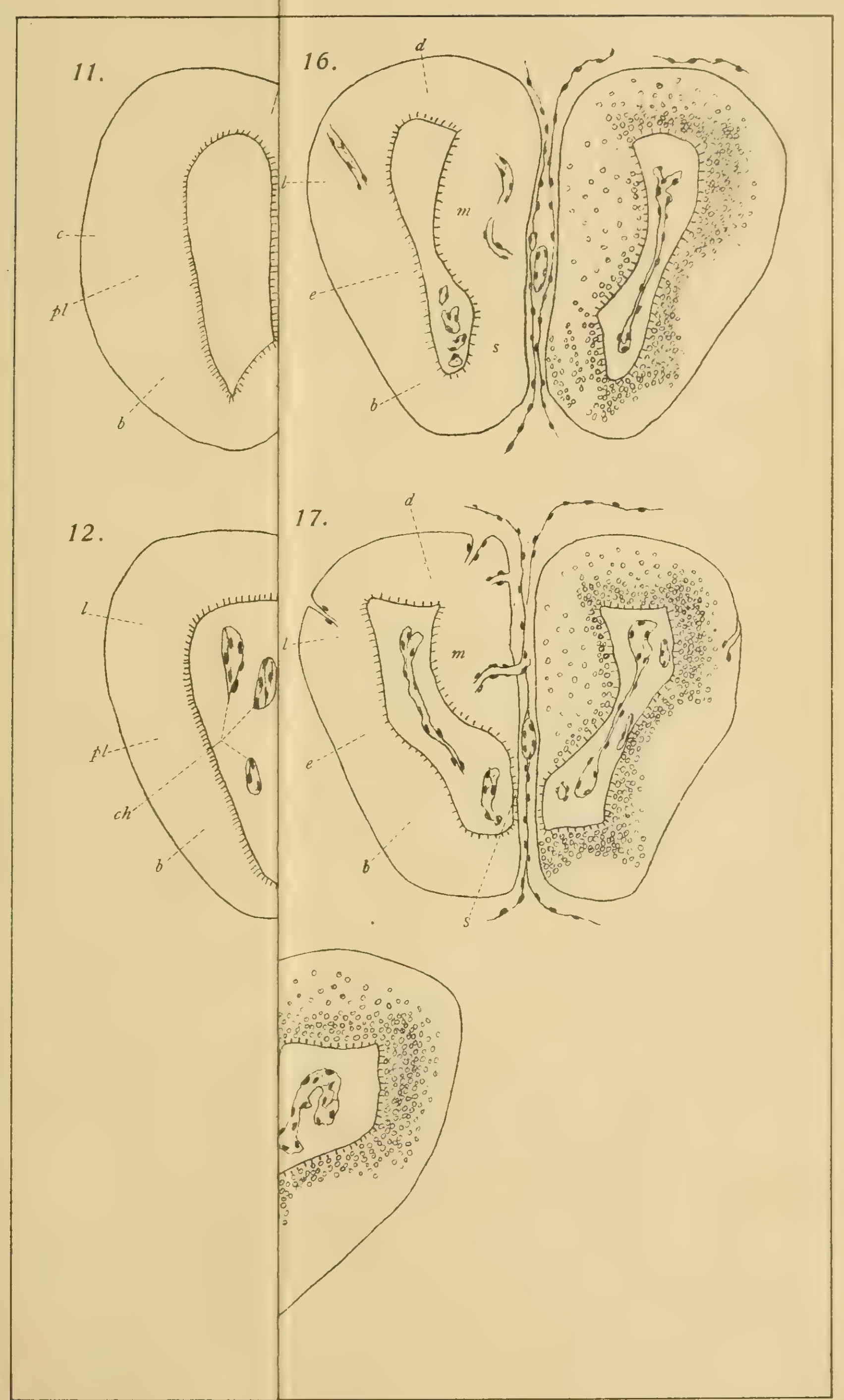

Fig. 9.





Bretschneider gez.
Verlag von Gustav Fischer in Jena.
Lith. Anst. v. A. Wesser, Jena

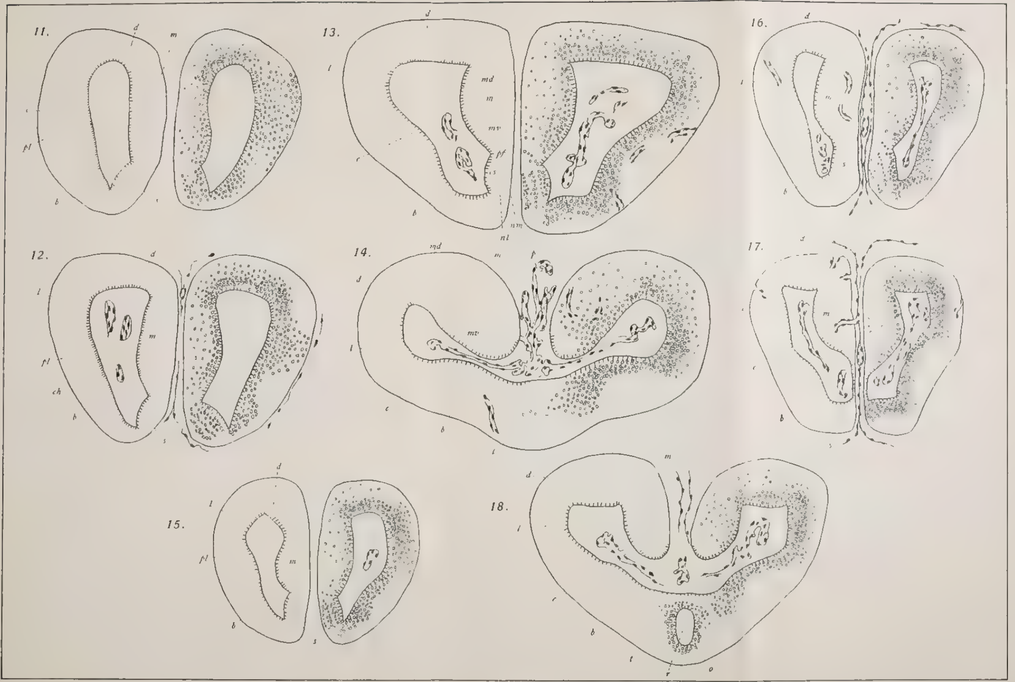




Kuhlenbeck del

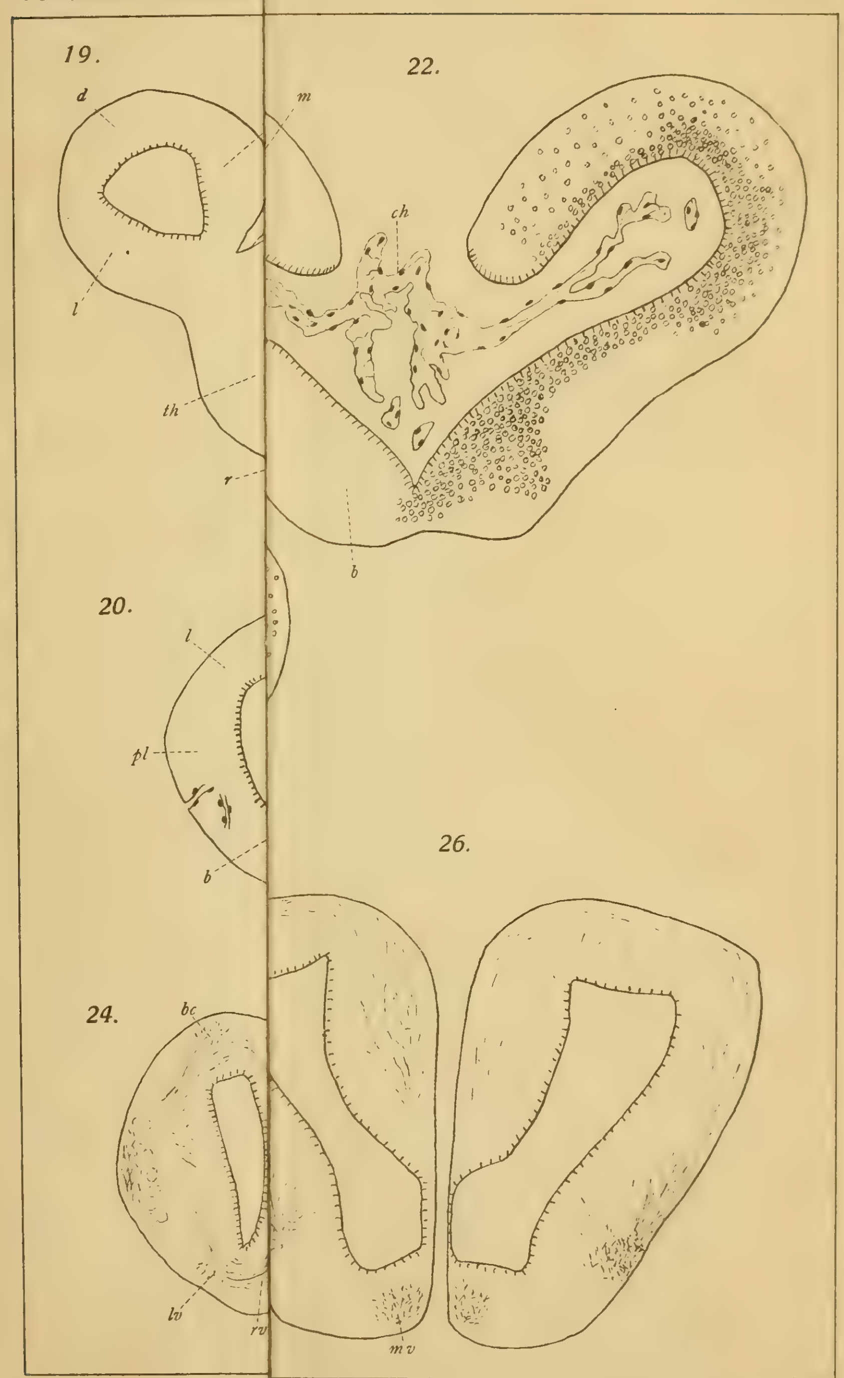
P Weise, Lith., Jena.





Kuhlenbeck del. Verlag von Gustav Fischer in Jena. P. Weise, Lith., Jena.

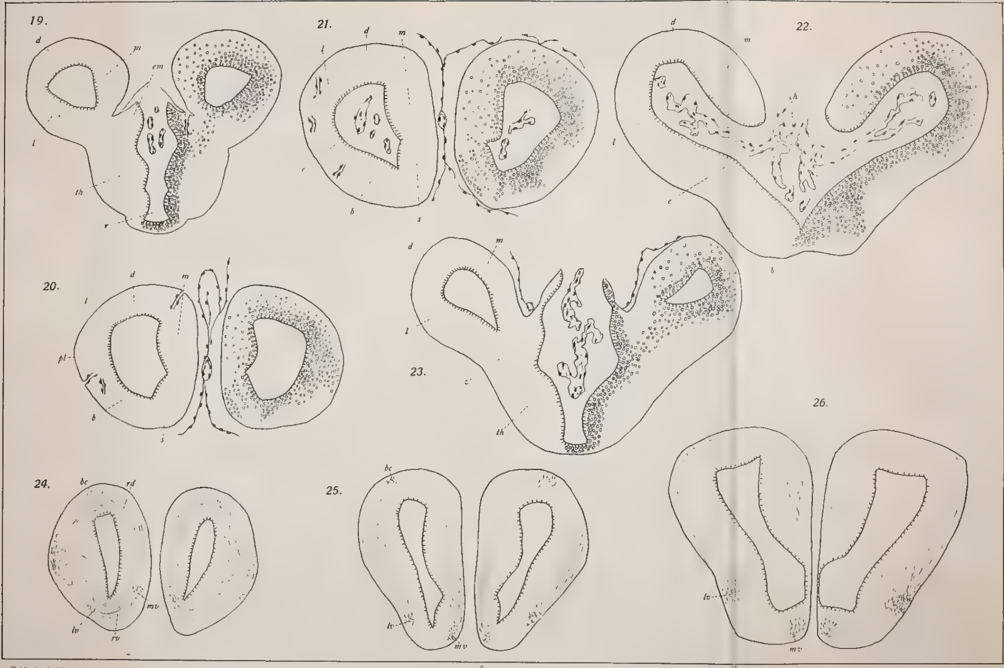




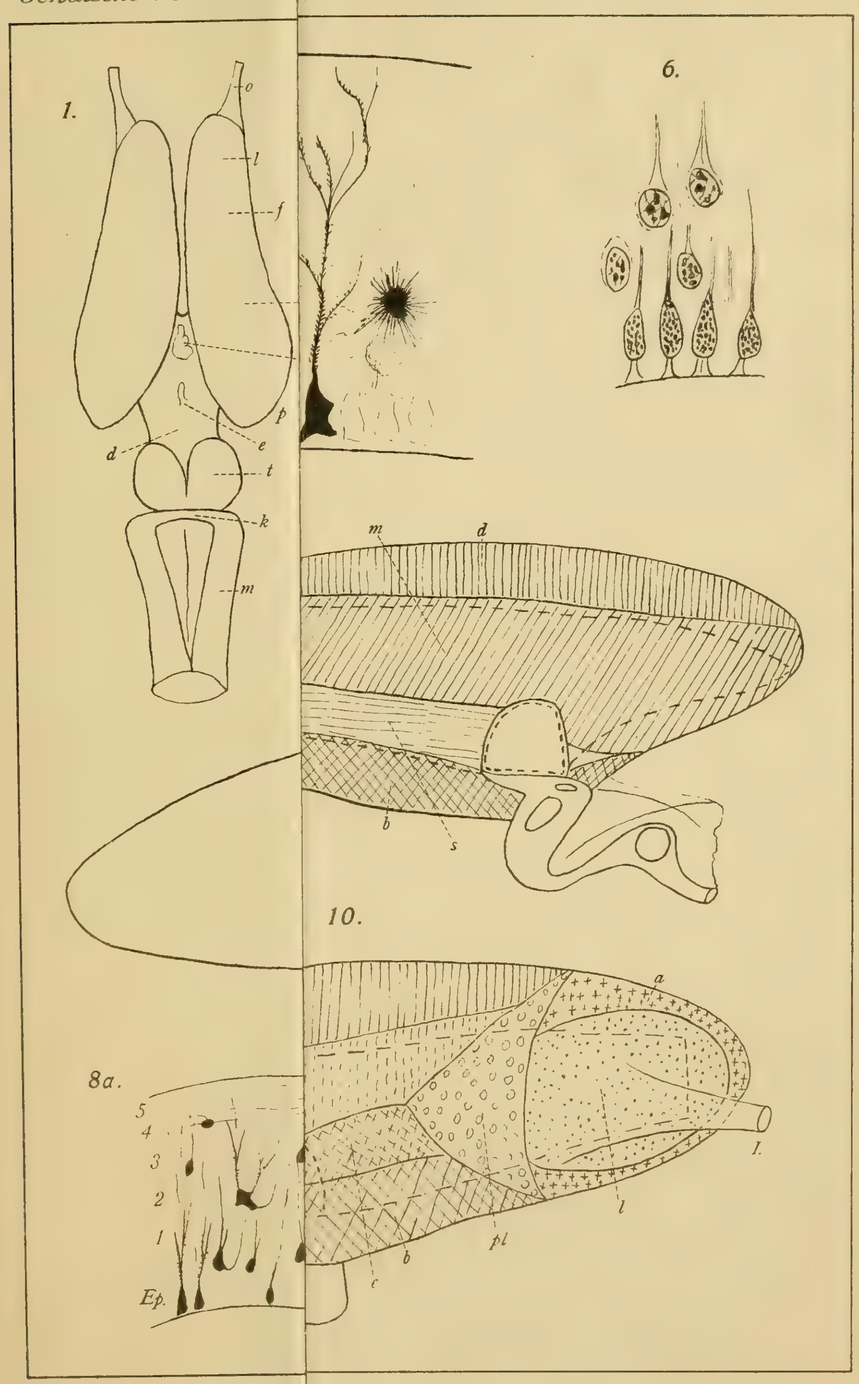
Kuhlenbeck del

P Weise, Lith., Jena.



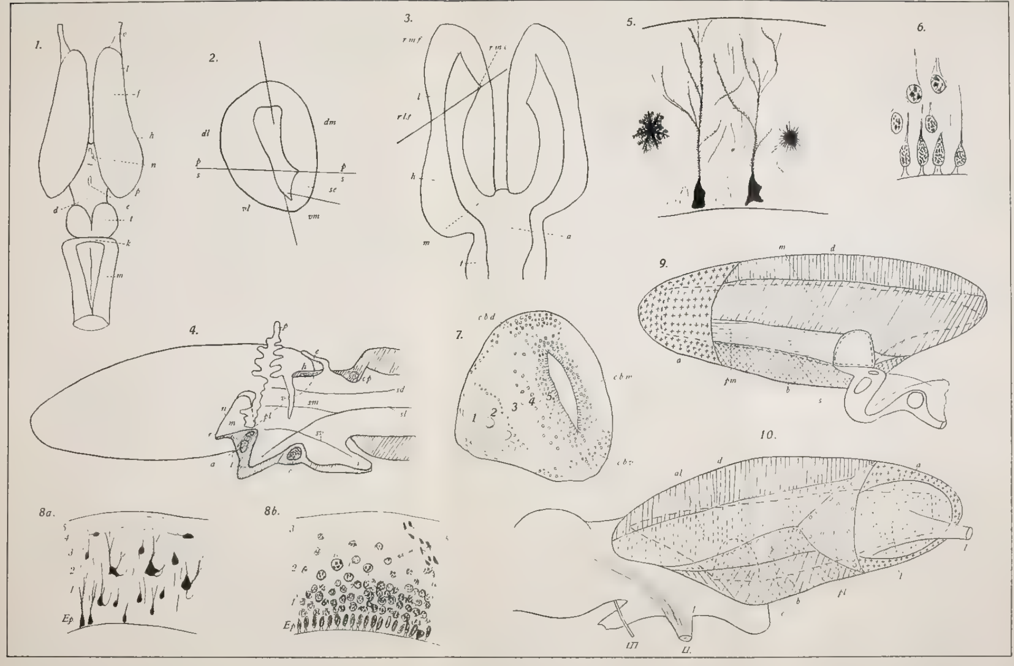

19.
20.
21.
22.
23.
24.
25.
26.





Kuhlenbeck del. P. Weise, Lith., Jena.

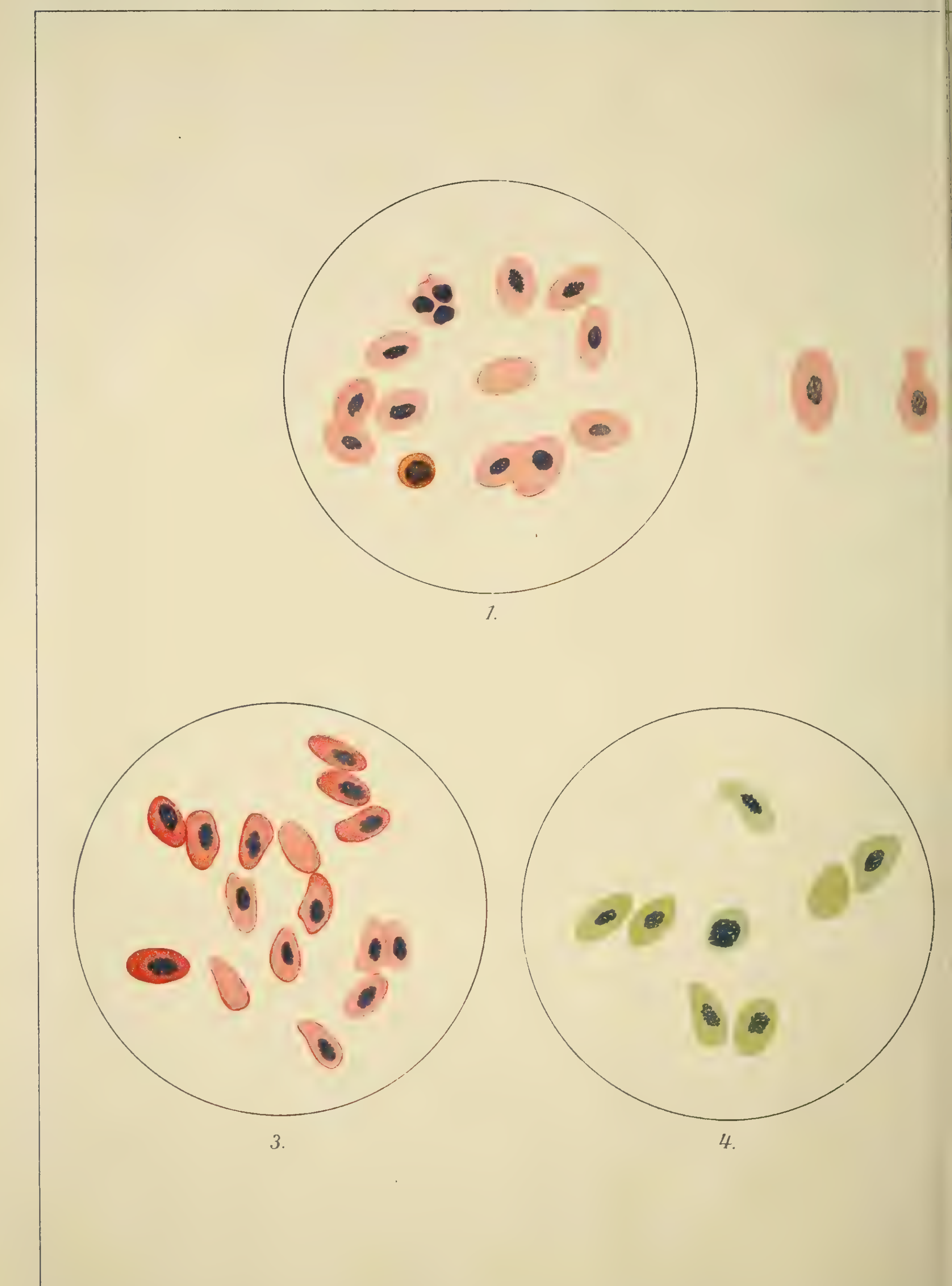




Kuhlenbeck del. Verlag von Gustav Fischer in Jena. P. Weise, Lith., Jena

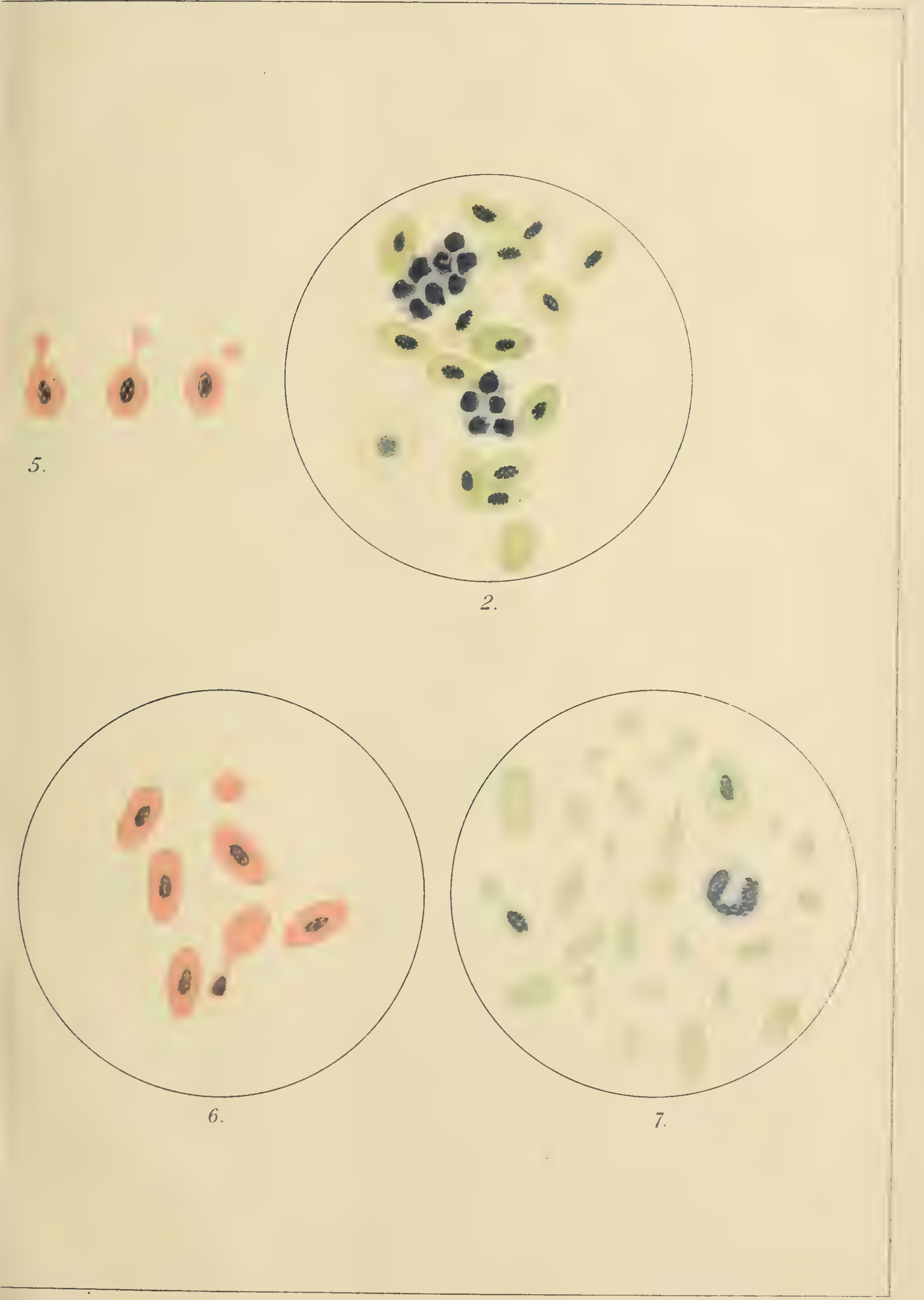






Beyer.

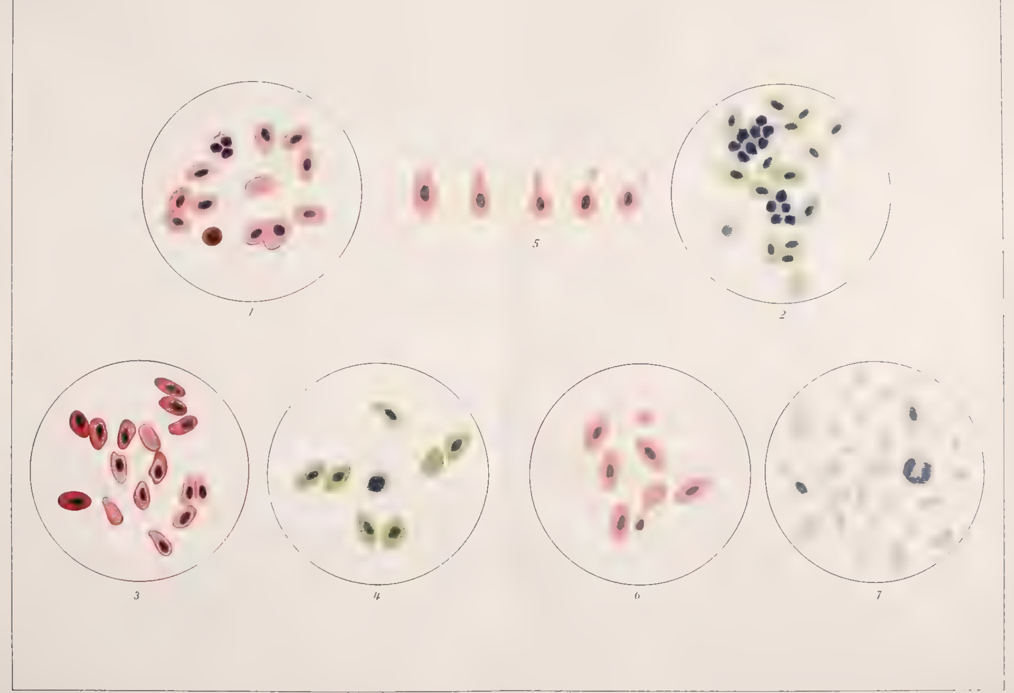
Verlag von Gu



Fischer in Jena.

P Weise. Lith. Jena





Beyer
Verlag von Gustav Fischer in Jena



Jenaische Zeitschrift

für

NATURWISSENSCHAFT

herausgegeben

von der

Medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft
zu Jena.

Siebenundfünfzigster Band.

Neue Folge: Fünfzigster Band.

Mit 135 Abbildungen im Text und 25 Tafeln.



Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1920/21.

Inhalt.

nungen zu beklagen hatte. Weit störender war es für alle Verehrer des großen Naturforschers, daß infolge der geschilderten Umstände seine reiche Lebensarbeit in beispielloser Weise in alle Winde zerstreut wurde, und daß manch reicher Schatz nur in Briefen niedergelegter Beobachtungen der Öffentlichkeit ganz vorenthalten blieb.

Bei dem hohen Ansehen, welches Fritz Müllers Name im Laufe der Jahre sich in der ganzen Welt erwarb, wurde der wesentliche Inhalt seiner gedruckten Abhandlungen freilich in weiteren Kreisen bekannt; die Urschriften aber, in viele Jahrgänge vieler Zeitschriften zerstreut, blieben denen schwer zugänglich, die sie gründlich studieren, nachprüfen oder aus ihnen die dort so reichlich gebotene Anregung zu weiteren Beobachtungen schöpfen wollten.

Seit dem im Jahre 1897 erfolgten Tode des großen Beobachters in Blumenau (Brasilien) ist der Herausgeber bemüht gewesen, den literarischen Nachlaß Fritz Müllers zu sammeln, um den Ertrag dieses ganz der Beobachtung der lebenden Natur gewidmeten Lebens der Wissenschaft nutzbar zu machen oder zu erhalten.

Von den gedruckten Abhandlungen Müllers sind im ganzen 248 aufgefunden und in den zwei Teilen des ersten Bandes vereinigt worden. Von ihnen ist nur eine: „Für Darwin" selbständig im Buchhandel erschienen. Die übrigen sind auf 36 verschiedene deutsche und ausländische Zeitschriften und Vereinsberichte und auf sehr viele Jahrgänge derselben verteilt.

Fritz Müllers Arbeit weilte mit besonderer Liebe auf den Grenzgebieten botanischer und zoologischer Forschung, sodaß eine Trennung seiner Schriften und Briefe in diese Disziplinen nicht durchführbar war. Der Herausgeber entschied sich daher dafür, alles in chronologischer Reihenfolge zu ordnen, dies um so mehr, weil dabei das Lebenswerk des großen Naturforschers auf das getreueste zum Spiegelbilde seiner Lebensgeschichte wird.

Im Anfange des brasilianischen Aufenthaltes war seine Arbeit ganz der Meeresfauna gewidmet; später, als er seinen Wohnsitz mehr ins Innere des Landes verlegte, stehen die Blütenbiologie, Befruchtungsversuche, Vererbungserscheinungen (Abutilon) im Mittelpunkte seiner nie ruhenden Tätigkeit. Viele Jahre wurden dann der Beobachtung der Insekten, zuerst der Termiten, dann der stachellosen Honigbienen gewidmet; gegen Ende der 70er Jahre folgen die überraschenden Entdeckungen über Duftorgane der Schmetterlinge. Diese wurden abgelöst von den unendlich mühsamen, aber höchst erfolgreichen Studien über die Phryganiden, von denen die über Steingeröll zu Tale springenden Urwaldbäche Blumenaus ein ungeahnt reiches Beobachtungsmaterial lieferten. In die 80er Jahre fallen die Beobachtungen von Feigeninsekten. Dann aber wendet sich Fritz Müller im Alter wieder der „scientia amabilis" zu. Die Fülle der Bromelien hatte seine Aufmerksamkeit erregt; mit Hilfe seiner scharfäugigen, klettergewandten Enkel sammelte er aus den Baumkronen die vielgestaltigen Formen, die ihn während seiner letzten Lebensjahre vollauf beschäftigten.

Die Arbeiten sind so wie sie geschrieben waren, zum Teil also englisch, französisch und portugiesisch wiedergegeben worden. Die für die „Archivos" des National-Museums in Rio de Janeiro portugiesisch geschriebenen umfangreichen außerordentlich wertvollen Arbeiten sind bisher deutschen Forschern wohl nur durch Auszüge und Berichte bekannt geworden. Sie sind jetzt in der Urschrift und — daneben oder im Anhang — in deutscher Übersetzung aufgenommen.

Für Zoologen und Botaniker bergen Fritz Müllers Schriften und Briefe eine ungeahnte Fülle zuverlässigster Beobachtungen und feinsinniger Anregungen, die besonders dem jüngeren Nachwuchs der Naturforscher wieder leicht zugänglich zu machen der Herausgeber für eine dankenswerte Aufgabe, ja geradezu für eine Pflicht der deutschen Wissenschaft hielt.

Die Zuverlässigkeit und Gewissenhaftigkeit der Beobachtung, die Schärfe der Prüfung des Beobachteten, das staunenswerte Gedächtnis, welches die Vorstellung des Beobachters mit greifbar deutlichen Vergleichsbildern füllte, der Reichtum seiner Vorstellungsgabe, die durchaus eigenartige Versuchsanstellung und die Unermüdlichkeit in deren Verfolgung, das sind die großen Eigenschaften, die Fritz Müller zum „Fürsten der Beobachter" werden ließen, und die für alle Zeit als vorbildlich bezeichnet werden können. Deshalb können seine Arbeiten **nie veralten**; sie werden unvergängliche Bausteine zu dem Tempel der Naturerkenntnis bleiben, ob auch die Gedanken der Menschen über diese Tatsachen und über ihre Verwendung im großen Gemälde des Kosmos noch vielfach wechseln mögen.

Das mit **Literaturnachweisen** versehene **ausführliche Inhaltsverzeichnis und die Namensverzeichnisse** werden allen arbeitenden Biologen die Benutzung **dieser gewaltigen Tatsachensammlung** wesentlich erleichtern.

Buchdruckerei Ant. Kämpfe, Jena.

Die angegebenen Preise sind die jetzt giltigen; für das Ausland erhöhen sie sich durch den vorgeschriebenen Valuta-Zuschlag. Die Preise für gebundene Bücher sind bis auf weiteres unverbindlich

Veröffentlichungen aus der Kriegs- und Konstitutionspathologie.

Mit Unterstützung des Reichsarbeitsministeriums herausgegeben von **L. Aschoff,** Freiburg i. Br., **M. Borst,** München, **M. B. Schmidt,** Würzburg, **L. Pick,** Berlin; geleitet von **W. Koch,** Vorsteher der kriegs- und konstitutionspathologischen Sammlung der Kaiser Wilhelms-Akademie Berlin.

1. Heft: **Skorbut.** Von **L. Aschoff,** Generaloberarzt und **W. Koch,** Stabsarzt. Mit 6 Abbild. im Text u. 13 Tafeln. (VIII, 121 S. gr. 8°.) 1919. Mk 51.—

2. Heft: **Zur Frage der „Aorta angusta".** Ein Beitrag zu den Normalmaßen des Aortensystems. Von **Luise Kaufmann.** (34 S. gr. 8°.) 1919. Mk 5.10

3. Heft: **Die Thrombose nach Kriegsverletzungen.** Von Prof. Dr. **A. Dietrich,** Direktor des pathologischen Instituts der Universität Köln. Mit 6 Abbildungen im Text und 2 Tafeln. (85 S. gr. 8°.) 1920. Mk 18.—

4. Heft: **Beziehungen zwischen Nebennieren und männlichen Keimdrüsen.** Von Dr. **Ernst Leupold,** Privatdozent, Prosektor und 1. Assistent am pathol. Inst. der Univ. Würzburg. (III, 62 S. gr. 8°.) 1920. Mk 8.—

Die bisherigen Untersuchungen und Beobachtungen lassen Beziehungen zwischen Nebennieren und Keimdrüsen nur vermuten. Die Arbeiten des Verfassers versuchen, eine sichere anatomische Basis für die Frage zu schaffen, ob Nebennieren und Keimdrüsen in bestimmtem Verhältnis zueinander stehen.

Vorzugspreis für Heft 1—4: Mk 68.50

5. Heft: **Die Kriegsverletzungen des Herzens.** Von Dr. **Hans-Walther Giercke,** Berlin. Mit 14 Abbildungen im Text. (III, 83 S. gr. 8°.) 1920. Mk 18.—

6. Heft: **Untersuchungen über die „Norm".** Ihre Bedeutung und Bestimmung. Von Privatdozent Dr. **Herm. Rautmann,** Assistent der medizinischen Universitäts-Klinik in Freiburg i. Br. 1921.

7. Heft: **Über die russisch-rumänische Kastratensekte der Skopzen.** Von Privatdozent Dr. **Walter Koch,** Berlin. Mit 33 Abbildungen auf 12 Tafeln. 1921.

8. Heft: **Die Unterbindung am Hoden und die „Pubertätsdrüsenlehre".** Von Dr. **Hans Tiedje,** Freiburg i. Br. Mit 1 Tafel und 1 Schema. (26 S. gr. 8°.) 1921.

9. Heft: **Beitrag zur Atrophie des menschlichen Hodens.** Von Dr. **K. Goette,** Freiburg i. Br. 1921.

Diesem Heft liegt ein Prospekt bei von **Wilhelm Engelmann, Verlag, Leipzig,** betr. **„Dannemann, Die Naturwissenschaften".**

Buchdruckerei Ant. Kämpfe, Jena.



